АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 57

6

ИЮНЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1972

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 57 (1972) № 6

УДК 582 : 001.4 : 582.736/.739

Г. П. Яковлев

ДОПОЛНЕНИЯ К СИСТЕМЕ ПОРЯДКА *FABALES* NAKAI (*LEGUMINALES* JONES)

С 5 рисунками

G. P. YAKOVLEV. A CONTRIBUTION TO THE SYSTEM OF THE ORDER *FABALES* NAKAI (*LEGUMINALES* JONES)

Уточняются характеристики трех основных подразделений порядка *Fabales* Nakai (*Fabaceae*, *Caesalpiniaceae*, *Mimosaceae*), которые приняты в качестве отдельных семейств. Принято представление о единстве порядка, причем *Mimosaceae* являются наиболее древней, но весьма специализированной группой. *Caesalpiniaceae* и *Fabaceae* произошли одновременно, но последнее семейство морфологически более специализировано. Ревизуются роды, включавшиеся Хатчинсоном в трибы *Cadieae* s. Hutch., *Sophoreae* s. Hutch. и *Podalyrieae* DC. (*Fabaceae*). Они распределены в 10 естественных групп (триб), являющихся своеобразными редукционными рядами.

Несколько лет назад в общей сводке порядков цветковых Хатчинсоном опубликована система бобовых — *Fabales* Nakai (в оригинале *Leguminales* Jones—Hutchinson, 1964). Эта последняя в силу ее разработанности до рода заменяет сейчас в практике таксономической работы столь же подробную, но более старую систему Тауберта (Taubert, 1892—1893). Следует, однако, сказать, что, по мнению целого ряда легуминистов (по преимуществу личные сообщения), схема Хатчинсона во многих ее пунктах требует существенной доработки. Я не рискну утверждать, что речь идет о всех без исключения группах, но наблюдения над весьма филогенетически значимой и таксономически важной группой *Sophoreae* Spreng. s. l. (у Хатчинсона трибы *Cadieae* Baill. и *Sophoreae* s. s.) позволяют внести в эту часть системы весьма существенные коррективы.

Публикуемая работа преследует главным образом специальную цель — предложить новую систему вместо старой, хотя бы для той ее части, которая наиболее мне известна. Естественно, что в журнальной заметке, где систематическое изложение занимает бóльшую часть объема, почти невозможен строгий разбор вопросов филогении и общих вопросов систематики порядка в целом, поэтому я лишь укажу некоторые основные моменты, которых я придерживался.

Прежде всего есть достаточные основания считать три главнейших подразделения порядка особыми семействами, а не подсемействами. Далее, важнейшим моментом в эволюции и систематике порядка является эволюция его цветка, а не боба, как иногда принято считать. Еще следует указать, что сем. *Mimosaceae* скорее всего имеет общее происхождение с *Caesalpiniaceae* и *Fabaceae*, но отчленилось очень рано, занимает весьма обособленное (относительно конечно) положение и по морфологии своей весьма специализировано. *Caesalpiniaceae* и *Fabaceae* весьма близки между собой и произошли одновременно, но морфологические черты подвинутых групп мотыльковых более специализированы, чем таковые цезальпиниевых (рис. 1). Наконец, должно быть определено, что по крайней мере

два семейства — *Caesalpiniaceae* и *Fabaceae* (*Mimosaceae* я знаю в этом отношении недостаточно), представляют собой системы, состоящие не из длинных цепей последовательных эволюционных форм, и таким образом весьма гетерохроничных в своем происхождении, но из относительно коротких редукционных цепочек, чьи наименее специализированные члены весьма близки друг к другу по времени возникновения. Эти цепочки, являющиеся по существу редукционными сериями, по их возникновении развивались независимо, но чаще всего параллельно; поэтому создание естественной системы бобовых заключается в отделении этих редукционных серий от гомологичных, близких, но с ними не сливающихся, и в последующей их филогенетической интеграции. Некоторые из таких серий удалось наметить в пределах указанной части порядка; ниже предлагается краткий конспект новой системы этой части (рис. 2).

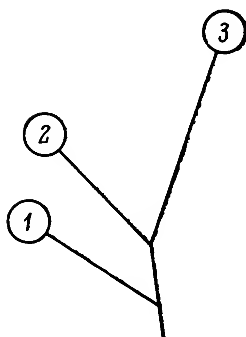


Рис. 1. Филогенетическая схема семейств, входящих в порядок *Fabales* Nakai.

1 — Mimosaceae; 2 — Caesalpiniaceae; 3 — Fabaceae.

Ordo ***Fabales*** Nakai (=*Leguminosae* Juss., *Leguminales* Jones, sphalm. *Leguminosales* Auct.).

(Typus: *Fabaceae* Lindl.).[1]

Fabaceae Lindl. in Not. Syst. ed. 2 : 148 (1836) (alt. *Papilionaceae* Giseke).

Цветок почти всегда зигоморфный, почкосложение нисходяще-черепитчатое, «фабоидное»,[2] очень редко полуприкрывающее «розоидное» или восходяще-черепитчатое «цезальпиноидное», венчик обычно мотыльковый, редко псевдоцезальпиноидный, очень редко розоидный, рафэ семени короче антирафэ, корешок зародыша семени чаще согнутый, иногда прямой, ариллюс семени маленький, кольцевой, сухой или губчатый, редко отсутствует.

Typus: *Faba* P. Miller (=*Vicia* L.).

I. Trib. *Cadieae* Baill. in Hist. Pl. 2 : 156 (1870).

Цветок актиноморфный, розоидного, реже фабоидного или цезальпиноидного почкосложения, цветоложе вогнутое; корешок зародыша согнутый (редко почти прямой), кольцевой ариллюс имеется.

Группа ведет происхождение от древнейших бобовых, но одновременно весьма специализирована. Ближайшими к *Cadieae* будут трибы *Acostieae, Angylocalyceae* и *Baphieae*.

1. *Cadia* Forssk. in Fl. Aegypt-Arab.: 90 (1775) — *Panciatica* Picc. in Hort. Panciat.: 9 (1783). — *Spaendoncea* Desf. in Dec. Phil. 7—56 : 259 (1795).

---

[1] Правила международной номенклатуры не предусматривают типификацию порядков, но учитывая некоторую специфику этой группы (наличие альтернативных названий и т. д.), я предпочел типифицировать *Fabales*, хотя бы условно.

[2] Ряд терминов, используемых в этой статье, новый или требует некоторого пояснения.

Типы почкосложения:

«Розоидное» полуприкрывающее — один край каждого лепестка внутренний, другой — наружный.

«Фабоидное» (нисходяще-черепитчатое) — разновидность черепитчатого почкосложения, где верхний лепесток — наружный.

«Цезальпиноидное» (восходяще-черепитчатое) — разновидность черепитчатого почкосложения, где верхний лепесток внутренний.

Типы венчика:

Мотыльковый — имеет три обязательные особенности: наружный верхний лепесток (флаг), лодочку и ушковатые внутренние лепестки.

Псевдомотыльковый — имеет две обязательные особенности — лодочку и ушковатые нижние и латеральные лепестки, верхний лепесток — внутренний (предпочтительнее называть его псевдофлагом).

«Цезальпиноидный» — с внутренним верхним лепестком, остальные лепестки ушка не имеют.

Псевдоцезальпиноидный — имеет наружный верхний лепесток, но не имеет лодочки или лодочка неясная, внутренние лепестки не ушковатые.

Typus: *C. purpurea* (Picc.) Ait.

6 видов (L. J. G. van der Maesen, 1970) в Африке и на Мадагаскаре.

II. Trib. *Acosmieae* Yakovl., nom. nov. — *Leptolobiae* Benth. in Hook., J. Bot. 2, 10 : 72 (1840).

Typus: *Acosmium* Schott (=*Leptolobium* Vog.).

Цветок зигоморфный, почкосложение фабоидное, венчик псевдоцезальпиноидный (возможно, изредка цезальпиноидный), или неясномотыльковый, тычинки чаще свободные; корешок зародыша прямой, реже согнутый, ариллюс кольцевой или отсутствует (рис. 3).

Typus: *Acosmium* Schott.

Триба ведет происхождение от древнейших *Fabaceae*. Наряду с *Cadieae, Angylocalyceae* и, может быть, *Baphieae* относится к наименее специализированным группам семейства.

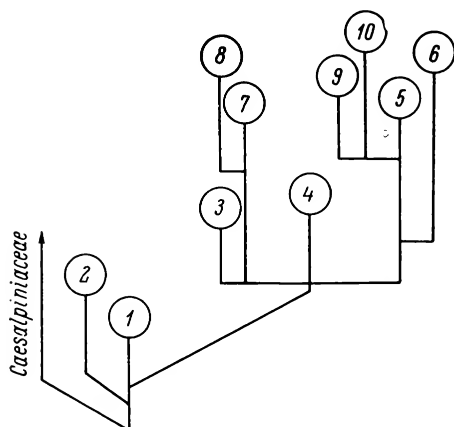


Рис. 2. Схема возможного родства некоторых групп бобовых.

1 — Cadieae; 2 — Acosmieae; 3 — Baphieae; 4 — Angylocalyceae; 5 — Sophoreae; 6 — роды, родственные *Millettia* Wight. Arn.; *7 — Cyclolobiae; 8 — Dalbergieae* s. l.; *9 — Podalyrieae; 10 — Thermopsideae.*

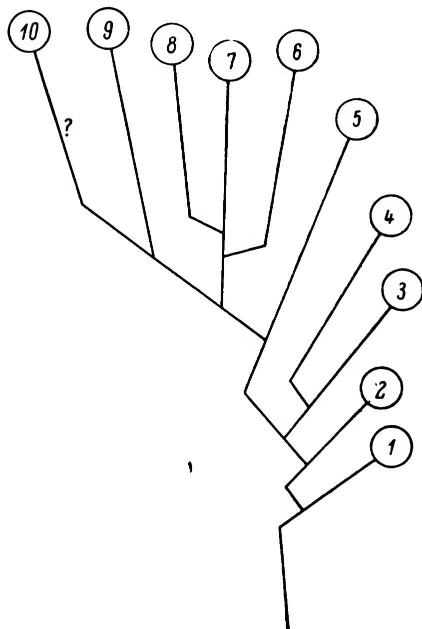


Рис. 3. Схема филогенетических отношений в трибе *Acosmieae* Yakovl.

1 — Amburana; 2 — Xanthocercis; 3 — Myroxylon; 4 — Myrospermum; 5 — Myrocarpus; 6 — Sweetia; 7 — Acosmium; 8 — Riedeliella; 9 — Ateleia; 10 — Cyathostegia (роды *Etaballia* и *Inocarpus*, чье положение не вполне ясно на рисунке, не показаны).

1. *Myroxylon* Mutis ex L. f. in Suppl. 34, 233 (1781), nom. conserv.; non J. R. et G. Forster (1776). — *Toluifera* L. in Sp. Pl. : 384 (1753), non Lour. (1790). — *Myrospermum* sect. *Myroxylon* (L. f.) DC. in Prodr. 2 : 95 (1825).

Typus: *M. peruiferum* L. f.

2—3 вида в Южн. и Центр. Америке (Klotzsch, 1857; Harms, 1908 г.).

2. *Myrospermum* Jacq. in Enum. Pl. Carib. 4 : 20 (1760). — *Myrospermum* sect. *Calusia* Bert. ex DC. in Prodr. 2 : 94 (1825). — *Calusia* Bert. ex Steud. in Nom., ed. 2, 1 : 262 (1840), nom. in syn.

Typus: *M. frutescens* Jacq.

1 вид в Южн. Америке.[1]

3. *Uribea* Dugand a. Romero in Mutisia 27 : 5 (1962).

Typus: *U. tamarindoides* Dugand a Romero.

1 вид в Центр. и Южн. Америке.

4. *Amburana* Schwacke et Taub. in Engler u. Prantl, Die Natürlich. Pflanzenfam. 3, 3 : 387 (1894). — *Torresea* Fr. Allem. in Trab. Com. Sci. Explor. (Ceara) Sec. Bot. : 17 (1864), non *Torresia* Ruiz et Pavon (1794).

[1] При отсутствии специальных ссылок количество видов установлено на основе собственных наблюдений.

Typus: *A cearensis* (Fr. Allem.) A. C. Smith (=*A. claudii* Schwacke et Taub., nom. nud.).
1 вид в троп. Америке (Smith, 1940).
5. *Myrocarpus* Allem. in Pl. Nov. Brasil. (*Myrocarpus fastigiatus*) (1847).
Typus: *M. fastigiatus* Allem.
3 вида в Южн. Америке.
6. *Riedeliella* Harms in Bot. Jahrb. 33. Beibl. 72 : 25 (1903). — *Sweetiopsis* Chod. a. Hassl. in Bull. Herb. Boiss., ser. 2. 4 : 833 (1904).
Typus: *R. graciliflora* Harms.
2 вида в Южн. Америке (Mohlenbrock, 1962).
7. *Etaballia* Benth. in Hook., J. Bot., 2 : 99 (1840).
Typus: *E. dubia* (H. B. K.) Rudd.
1 вид в Южн. Америке.
8. *Inocarpus* J. R. a. G. Forster in Char. Gen. Pl. : 65 (1776), nom. conserv. — *Aniotum* Parkinson in J. Voy. South. Seas: 39 (1773). — *Renia* Noronha in Verh. Batav. gen., ed. 1, 5, 4 : 3 (1790), monom. — *Gajanus* Kuntze in Rev. Gen. Pl. 1 : 189 (1891).
Typus: *I. fagiferus* (Parkinson) Fosberg (=*I. edulis* J. R. a. G. Forster).
2 вида в Океании и Южн. Азии.
9. *Acosmium* Schott in Spreng. in L., Syst. Veg. ed. 16, 4, Appendix: 406 (1827). — *Leptolobium* Vog. in Linnaea 11 : 388 (II 1837), non Benth. (VI 1837). — *Thalesia* Mart. ex Pfeiffer in Nom. 26, 2 : 1384 (1874), nom. in syn. — *Dicraeopetalum* Harms in Bot. Jahrb. 33 : 161 (1904).
Typus: *A. lentiscifolium* Schott.
16 видов в Южн. и Центр. Америке и 1 в Африке (Yakovlev, 1969).
10. *Sweetia* Spreng. in L., Syst. Veg. ed. 16, 2 : 171 (1825), nom. conserv., non DC. in Prodr. 2 : 381 (1825). — *Ferreirea* Allem. in Trab. Soc. Vell.: 26 (1851).
Typus: *S. fruticosa* Spreng. (typ. conserv.).
1 вид в Южн. Америке (Yakovlev, 1969).
11. *Ateleia* (DC.) Benth. in Legum. Gen. Comm.: 91, 101 (1837); id., Ann. Mus. Naturh. (Wien.), 2 : 91, 101 (1838). — *Pterocarpus* sect. *Ateleia* DC in Prodr. 2 : 419 (1825); Mem. Legum.: 393 (1826) — *Ateleia* Sesse et Macino ex DC. in Prodr. 2 : 419 (1825), nom. in syn.
Typus: *A. pterocarpa* Macino et Sesse ex Dietr. (=*Pterocarpus ateleia* DC.).
16 видов в Центр. Америке (Rudd, 1968).
12. *Cyathostegia* (Benth.) Schery in Ann. Mo. Bot. Gard. 37 : 401 (1950). — *Swartizia* sec. *Cyathostegia* Benth. in Mart., Fl. Brasil. 15, 2 : 40 (1870).
Typus: *C. matthewsii* (Benth.) Schery (=*Swartizia matthewsii* Benth.).
2 вида в троп. Америке (Rudd, 1968).
13. *Xanthocercis* Baill. in Adansonia 9 : 293 (1870). — *Pseudocadia* Harms in Bot. Jahrb. 33 : 162 (1902).
Typus: *X. madagascariensis* Baill.
2 вида в Африке и на Мадагаскаре (Dumaz-le-Grand, 1953).

III. Trib. *Angylocalyceae* Yakovl. in Adansonia 8, 3 :320 (1968). Цветок зигоморфный, почкосложение фабоидное, венчик псевдоцезальпиноидный, неясномотыльковый или мотыльковый, тычинки свободные; корешок зародыша короткий, прямой, латеральный или апикальный, ариллюс имеется или отсутствует.
Typus: *Angylocalyx* Taub.
Триба состоит из трех близких родов, имеющих общее происхождение (рис. 4). Может быть отнесена к числу древнейших ветвей бобовых и родственна прежде всего трибе *Cadieae* (рис. 2). Среди специализированных групп мотыльковых к этой трибе ближе всего серия родов, объединяемых в трибу *Dalbergieae* s. l.

Группа А.

1. *Castanospermum* A. Cunn. ex Hook. in Hook., Bot. Misc. 1 : 241 (1830). — *Castanocarpus* Sweet in Hort. Brit. ed. 2 : 589 (1830). — *Vieillardia* Montr. in Mem. Acad. Lyon 10 : 196 (1860), non *Vieillardia* Brogn. et Gris. (1861); non *Viellargia* Montr. ex Benth. (1865), sphalm.

Typus: *C. australe* A. Cunn. et R. Fraser ex Hook.

1 вид в Австралии (Яковлев, Демченко, Зубкова, 1969).

2. *Alexa* Moq. in DC., Prodr. 13, 2 : 168 (1849). — *Alexandra* Schomb. in Lond. J. Bot. 4 : 12 (начало? 1845); id. in *Barbacenia alexandrinae* und *Alexandra imperatricis*: 18 (середина—конец 1845); non Bunge (1843).

Typus: *A. imperatricis* Schomb.

7—8 видов в троп. Америке.

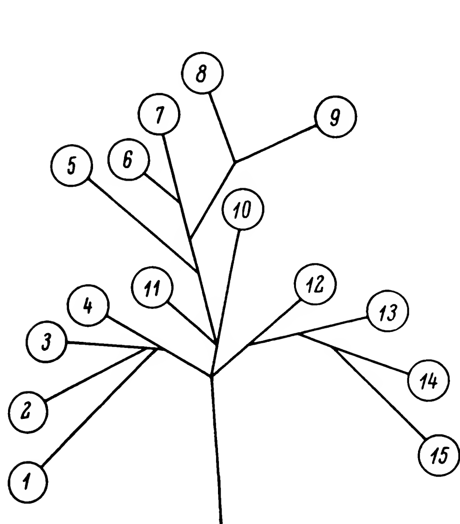


Рис. 4. Схема филогенетических отношений в трибе *Angylocalyceae* Yakovl.

1 — Angylocalyx; 2 — Uleanthus; 3 — Alexa; 4 — Castanospermum; 5 — Placolobium; 6 — Trichocyamos; 7 — Ormosia; 8 — Macroule; 9 — Fedorovia; 10 — Ruddia; 11 — Pericopsis; 12 — Bowdichia; 13 — Diplotropis; 14 — Clathrotropis; 15 — Spirotropis.

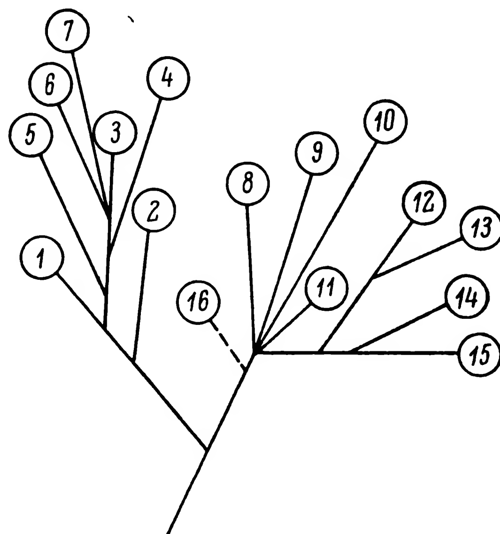


Рис. 5. Схема филогенетических отношений в трибе *Sophoreae* Spreng.

1 — Styphnolobium; 2 — Cephalostigmaton; 3 — Sophora; 4 — Keyserlingia; 5 — Edwardsia; 6 — Vexibia (=Goebelia); 7 — Ammothamnus; 8 — Cladrastis; 9 — Maackia; 10 — Calia; 11 — Platyosprion; 12 — Calpurnia; 13 — Virgilia; 14 — Platyceliphium; 15 — Bolusanthus; 16 — Ammodendron.

3. *Uleanthus* Harms in Verh. Bot. Ver. Brandenb. 47 : 150 (1905).

Typus: *U. erythrinoides* Harms.

1 вид в троп. Америке.

4. *Angylocalyx* Taub. in Bot. Jahrb. 23 : 172 (1896).

Typus: *A. oligophyllus* (Baker) Baker f. (=*Sophora oligophylla* Baker).

7—8 видов в троп. Африке (Yakovlev, Yatsenko-Khmelewski, Zoubkova, 1968).

Группа В.

5. *Bowdichia* H. B. et K. in Nov. Gen. et Sp.—Pl. 6 : 295 (1824). — *Sebipira* Mart. in Reise Bras. 2 : 787 (1828). — *Cebipira* Juss. ex Post a. Kuntze in Lexic. Gen. Phanerogam.: 107 (1903).

Typus: *B. virgilioides* H. B. et K.

3 вида в Южн. Америке.

6. *Diplotropis* Benth. in Comm. Legum Gen.: 24 (1837); Ann. Naturh. Mus. (Wien) 2 : 88 (1838).

Typus: *D. martiusii* Benth.

7 видов в Южн. Америке.

7. *Spirotropis* Tul. in Arch. Mus. Paris. 4 : 113 (1844).

Typus: *S. longifolia* (DC.) Baill.
1 вид в Южн. Америке.
8. *Clathrotropis* (Benth.) Harms in Dalla Torre et Harms, Gen. Siphonogam. fasc. 3: 221 (1901) nom. nud.; id. in Bot. Jahrb. 33. Beibl. 72: 27 (1903).
Typus: *C. nitida* (Benth.) Harms (=*Diplotropis nitida* Benth.).
4 вида в троп. Америке.
Группа С.
9. *Ruddia* Yakovl. in Бот. ж. 56, 5: 654 (1971).
Typus: *R. fordiana* (Oliv.) Yakovl. (=*Ormosia fordiana* Oliv.).
1 вид в троп. Азии.
10. *Pericopsis* Thw. in Enum. Pl. Zeyl.: 414 (1864). — *Afrormosia* Harms in Engl. u. Prantl, Natürlich. Pflanzenfam., Nachtr. 3: 158 (1906).
Typus: *P. mooniana* (Thw.) Thw.
2 вида в троп. Африке, 1 вид в Азии и Океании (Knaap-van-Meeuwen, 1962; Яковлев, 1971).
11. *Fedorovia* Yakovl. in Бот. ж. 56, 5: 656 (1971). — *Layia* Hook. a. Arn. in Bot. Beechey Voy.: 182 (1837), nom. rejec.; non Hook. a. Arn. (1837), nom. conserv.
Typus: *F. emarginata* (Hook. et Arn.) Yakovl. (=*Layia emarginata* Hook. et Arn.).
17 видов в троп. Азии и 1 в Центр. Америке.
12. *Placolobium* Miq. in Fl. Ind. Bot. 1: 1082 (1858). — *Arillaria* Kurz in J. As. Soc. Beng. 42, 2: 71 (1873).
Typus: *P. sumatranum* Miq.
10 видов в троп. Азии.
13. *Ormosia* Jacks. in Trans. Linn. Soc. London (Bot.) 10: 360 (1811) nom. conserv. — *Toulichiba* Adans. in Fam. 2: 326 (1763), monom., nom. rejec. — *Macrotropis* s. Miq. in Fl. Ind. Bot. Suppl.: 294 (1861), non DC. (1825). — *Chaenolobium* Miq. in l. c.: 302 (1861). — *Podopetalum* F. v. Muell. in Melb. Chem. Drugg. 5: 12 (1882), non Gaudin (1828). — *Ormosiopsis* Ducke in Arch. Jard. Bot. Rio de Janeiro 4: 61 (1925).
Typus: *O. coccinea* (Aubl.) Jacks. (=*Robinia coccinea* Aubl.).
12—15 видов в троп. Азии, 50—52 вида в троп. Америке (Яковлев, 1971; Rudd, 1965).
14. *Macroule* Pierce in Trop. Woods 71: 2 (1942).
Typus: *M. coutinhoi* (Ducke) Pierce (=*Ormosia coutinhoi* Ducke).
2 вида в троп. Америке, 2 вида в Юго-Восточной Азии.
15. *Trichocyamos* Yakovl. in Нов. сист. высших раст. 9, 197: 203 (1972).
Typus: *T. pachycarpum* (Champ. ex Benth.) Yakovl. (=*Ormosia pachycarpa* Champ. ex Benth.).
4 вида в троп. Азии.

IV. Trib. *Baphieae* Yakovl. in Бот. ж., 53, 10: 1477 (1968).

Цветок зигоморфный, почкосложение фабоидное, венчик мотыльковый или неясномотыльковый; ариллюс кольцевой, сухой или губчатый, корешок зародыша обычно короткий, прямой, апикальный или латеральный; лист вторичнопростой, однолисточковый.
Typus: *Baphia* Afzel. ex Lodd.
Обособленная группа, родственная *Cadieae*.
Группа А. Ариллюс сухой.
1. *Baphia* Afzel. ex Lodd. in Bot. Cab.: t. 367 (1825). — *Delaria* Desv. in Ann. Sci. Nat., ser. 1, 9: 406 (1826). — *Carpolobia* G. Don. in Gen. Syst. 1: 370 (1831), p. p. — *Bracteolaria* Hochst. in Flora 24, 2: 658 (1841).
Typus: *B. nitida* Lodd.
Около 80 видов в Африке и на Мадагаскаре.
2. *Airyantha* Brummitt in Kew Bull. 22, 3: 375 (1968).
Typus: *A. borneensis* (Oliv.) Brummitt (=*Baphia borneensis* Oliv.).
1 вид в троп. Азии, 1 в троп. Африке.

3. *Dalhousiea* Wall. ex Benth. in Comm. Legum. Gen.: 5 (1837); Ann. Naturh. Mus. (Wien) 2: 69 (1838). — *Dalhousia* C. Lemaire in Orbigny, Dict. Hist. Nat. 4: 593 (1841), sphalm.

Typus: *D. bracteata* (Roxb.) Wall. ex Benth. (=*Podalyria bracteata* Roxb.).

2 вида в троп. Азии и Африке.

Группа В. Ариллюс губчатый.

4. *Bowringia* Champ. ex Benth. in Hook., J. Bot. 4: 75 (1852).

Typus: *B. callicarpa* Champ. ex Benth.

1 вид в троп. Азии, 1 на Мадагаскаре, 1 в троп. Африке.

5. *Leucomphalos* Benth. ex Planch. in Hook., Ic. Pl., nov. ser., 4: 784 (1848); non *Leucomphalus* Benth. (1849), sphalm.

Typus: *L. capparideus* Benth. ex Planch.

1 вид в троп. Африке.

6. *Baphiastrum* Harms in Engl., Bot. Jahrb. 49: 435 (1913).

Typus: *B. brachycarpum* Harms.

1—2 вида в троп. Африке.

V. Trib. *Sophoreae* Spreng. in Anleit. 2, 2: 741 (1818).

Цветок зигоморфный, почкосложение фабоидное, венчик мотыльковый; тычинки обычно несколько или даже значительно срастаются нитями; корешок зародыша согнутый, реже прямой, короткий, латеральный; ариллюс сухой кольцевой (рис. 5).

Typus: *Sophora* L.

Родственна трибе *Angylocalyceae*.

Группа А. Боб плоский или, если четковидный, то в этих случаях группа генетически связана с родами, имеющими плоский боб.

1. *Platyosprion* (Maxim.) Maxim. in Bull. Ac. Imp. Sci. St. Petersb. 22: 262 (1877). — *Sophora* subgen. *Platyosprion* Maxim. in l. c. 18: 393 (1873). — *Cladrastis* subgen. *Platyosprion* (Maxim.) Takeda in Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 8, 37: 97 (1913).

Typus: *P. platycarpum* (Maxim.) Maxim. (=*Sophora platycarpa* Maxim.).

1 вид в Вост. Азии.

2. *Cladrastis* Rafin. in Cincinnati Lit. Gaz. 1: 60 (Neophyt. 1) (II 1824); Neogenyt.: 1 (1825).

Typus: *C. kentukea* (Dum.-Cours.) Rudd.

1 вид в Сев. Америке, 3—4 вида в Азии.

3. *Maackia* Maxim. et Rupr. (non Rupr. et Maxim.) in Bull. Phys.-Math. Acad. Imp. Sci. St. Petersb. 15: 143 (1856). — *Buergeria* Miq. in Prol. Fl. Japon.: 241 (1867), non Sieb. et Zucc. (1846).

Typus: *M. amurensis* Maxim. ex Rupr.

6 видов в Вост. Азии.

4. *Calia* Berl. in Mier.-Teran, Mem. Comision Limites: 13 (1832). — *Broussonetia* Gomez-Ortega in Hort. Matr. Dec. 61 (1798), nom. rejec. non L'Herit. ex Vent. (1799), nom. conserv. — *Agastianis* Raf. in New Fl. 3: 85 (1838), nom. nov. для *Broussonetia*. — *Dermatophyllum* Scheele in Linnaea 21: 458 (1848).

Typus: *C. secundiflora* (Gomez-Ortega) Yakovl. (=*Broussonetia* Gomes-Ortega).

3—4 вида в Сев. и Центр. Америке (Яковлев, 1968).

5. *Bolusanthus* Harms in Feddes Repert. 2: 15 (1906).

Typus: *B. speciosa* (Bol.) Harms (=*Lonchocarpus speciosus* Bol.).

1 вид в Африке.

6. *Platyceliphium* Harms in Bot. Jahrb. 37: 74 (1905).

Typus: *P. voënse* (Engl.) Wild. (=*Commiphora voensis* Engl.).

1 вид в Африке.

7. *Calpurnia* E. Mey. in Comm. Pl. Afr. Austr.: 2 (1836).

Typus: *C. obovata* Schinz.

Около 10 видов в Африке и Азии. Род очень близок к *Maackia*.

8. *Virgilia* Poir. in Lamk., Encycl. Method. 8 : 677 (1808), nom. conserv.; non *Virgilia* L'Herit. (1788), nom. rejec.; non *Virgilia* Pers. (1807).

Typus: *V. oroboides* (Berg.) Salter (=*Sophora oroboides* Berg.= *Virgilia capensis* (L.) Poir. — typ. gen. conserv.).

2 вида в Южн. Африке.

(?) 9. *Ammodendron* Fisch. ex DC., Prodr. 2 : 523 (1825).

Typus: *A. bifolium* (Pall.) Yakovl.[1] (=*Sophora bifolia* Pall.).

5 видов в Средней Азии.

Группа В. Роды с четковидным бобом.

10. *Styphnolobium* Schott in Wien. Zeitschr. 3 : 844 (1830). — *Sophora* sect. *Styphnolobium* (Schott) Yakovl. in Тр. Ленхимфарминститута 17 : 56 (1964).

Typus: *S. japonicum* (L.) Schott (=*Sophora japonica* L.).

1 вид в Вост. Азии, 1 в Сев. Америке.

11. *Cephalostigmaton* (Yakovl.) Yakovl. in «Биол. науки» 12 : 46 (1970). — *Sophora* sect. *Cephalostigmaton* Yakovl. in Тр. Ленхимфарминститута 21 : 47 (1967).

Typus: *C. tonkinense* (Gagnep.) Yakovl. (=*Sophora tonkinensis* Gagnep.).

1 вид в Юго-Вост. Азии.

12. *Sophora* L. in Sp. Pl. : 379 (1753). — *Zanthyrsis* Rafin. in New. Fl. N. Amer. 3 : 84 (1838). — *Agastianis* Rafin. in. l. c. 3 : 85 (1838).

Lectotypus: *S. tomentosa* L.

Около 20 видов на всех континентах, исключая Антарктиду (Яковлев, 1967).

13. *Vexibia* Rafin. in Neogenyt. : 3 (1825); id. in Atl. J. 1832: 144 (1832), non *Vibexia* Rafin. ex Jackson (1895). — *Patrinia* Rafin. in J. Phys. Chim. Hist. Nat. 89 : 97 (1819), non Juss. (1807). — *Radiusia* Reichenb. in Consp.: 148 (1848). — *Sophora* sect. *Pseudosophora* DC. in Prodr. 2 : 96 (1825). — *Pseudosophora* (DC.) Sweet in Hort. Brit. ed. 2 : 122 (1830). — *Agastianis* Rafin. in New Fl. N. Amer. 3 : 85 (1838). — *Goebelia* Bunge in Boiss. Fl. Or. 2 : 628 (1872).

Typus: *V. nuttalliana* (Turner) Yakovl., comb. nov. — *Sophora nuttaliana* Turner in Field a. Lab. 24 : 15 (1956).

2 вида в Сев. Америке, 2 в Азии.

14. *Ammothamnus* Bunge in Arb. Nuturf. ver. Riga 1848 : 213 (1847). — *Sophora* sect. *Ammothamnus* (Bunge) Yakovl. in. Тр. Ленхимфарминститута 17 : 64 (1964).

Typus: *A. lehmanii* Bunge.

3 вида в Азии.

15. *Edwardsia* Salisb. in Trans. Linn. Soc. London (Bot.) 9 : 298 (1808).

Typus: *E. tetraptera* (Mill.) Poir.

Около 10 видов в Южн. Америке, Нов. Зеландии и Океании.

16. *Keyserlingia* Bunge in Boiss. Fl. Or. 2 : 628 (1872). — *Echinosophora* Nakai in Bot. Mag., Tokyo 27 : 33 (1923).

Lectotypus: *K. griffithii* (Stocks) Bunge.

3—4 вида в Азии.

VI. Trib. *Thermopsideae* Yakovl., trib. nov.

Flos zygomorphus, corolla papilionacea, stamina libera, folia petiolata digitata.

Typus: *Thermopsis* R. Br.

Цветок зигоморфный, венчик мотыльковый, тычинки свободные; листья пальчато тройчатые, черешковые.

К трибе относятся роды: *Ammopiptanthus* Cheng f., *Thermopsis* R. Br., *Baptisia* Vent., *Anagyris* L., *Piptanthus* Sweet, (?) *Pickeringia* Nutt. ex Torr. a. Gray.

[1] *Ammodendron bifolium* (Pall.) Yakovl., comb. nov. — *Sophora bifolia* Pall. in Sp. Astrag. : 124 (1803). — *Sophora argentea* Pall. in Nov. Act. Petrop. 10 : 373 (1797), non Salisb. (1796). — *Ammonendron argenteum* (Pall.) Kuntze in Act. Hort. Petrop. 10 : 180. (1887).

VII. Trib. *Podalyrieae* Benth. in Enum. Pl. Hugel: 27 (1839).

Цветок зигоморфный, венчик мотыльковый, тычинки свободные; листья вторичнопростые, однолисточковые, реже тройчатые, но тогда сидячие или почти сидячие.

Typus: *Podalyria* Lamk.

Триба, очевидно, имеет древние корни, но одновременно высоко специализирована.

Я отношу сюда роды: *Brachysema* R. Br., *Jansonia* Kipp., *Sphaerolobium* Smith, *Isotropis* Benth., *Pultenaea* Smith, *Phyllota* Benth., *Erichosema* Hemsl., *Daviesia* Smith, *Nemcia* Domin, *Podalyria* Lamk., *Oxylobium* Andr., *Chorizema* Labill., *Aotus* Smith, *Latrobea* Meisn., *Dillwynia* Smith, *Eutaxia* R. Br., *Gastrolobium* R. Br., *Mirbelia* Smith, *Cupulanthus* Hutch., *Euchilopsis* F. v. Muell., *Jaksonia* R. Br., *Viminaria* Smith, *Leptosema* Benth., *Burtonia* R. Br., *Cyclopia* Vent., *Gompholobium* Smith.

VIII. Trib. *Cyclolobiae* Yakovl., trib. nov.

Flos zygomorphus, corolla papilionacea, stamina sublibera vel connata, calyx quinquedentatus; embryo rectus; folia 1-foliolata.

Typus: *Cyclolobium* Benth.

Цветок зигоморфный, венчик мотыльковый, тычинки почти свободные или сросшиеся, чашечка пятизубчатая; зародыш прямой; лист вторично простой, однолисточковый.

Малоподвинутая группа родственная *Baphieae* и являющаяся как бы начальным звеном серии родов, объединявшихся ранее в трибу *Dalbergieae* s. l.

1. *Haplormosia* Harms in Engl. u. Drude, Veg. Erde 9, 3, 1: 532 (1915); Feddes Repert. 15: 23 (1917).

Typus: *H. monophylla* (Harms) Harms (=*Crudia monophylla* Harms).

1 вид в троп. Африке.

2. *Panurea* Spruce ex Benth. in Benth. et Hook. f. Gen. Pl. 1: 550 (1865); Trans. Linn. Soc. Bot. (London) 25: 300 (1865).

Typus: *P. longifolia* Spruce ex Benth.

1 вид в Южн. Америке.

3. *Cyclolobium* Benth. in Comm. Legum. Gen.: 28 (1837).

Typus: *C. brasiliense* Benth.

4 вида в Южн. Америке.

Трибы, к которым тяготеют немногие роды, ранее включавшиеся в *Cadieae* s. Hutch. и *Sophoreae* s. Hutch.

Trib. *Aeschynomeneae* (Benth.) Hutch. in Gen. Fl. Pl. 1: 470 (1964).

Помимо родов, упоминаемых Хатчинсоном, я включаю сюда еще род *Belairia* A. Rich. (близок к *Pictetia* DC.).

Belairia A. Rich. in Sagra, Hist. Phys. Pol. Nat. Cuba 10: 235 (1845).

Typus: *B. spinosa* A. Rich.

5—6 видов на о. Куба.

Trib. *Pterocarpeae* (Benth.) Hutch. in l. c. 1: 385 (1964).

Я включаю в эту трибу еще род *Luetzelburgia* Harms (тяготеет к родам *Vatairea* Aubl. и *Vataireopsis* Ducke).

Luetzelburgia Harms in Ber. Deutsch. Bot. Ges. 40: 177 (1922).

Typus: *L. pterocarpoides* Harms.

3—4 вида в троп. Америке.

Дополнения к сем. *Caesalpiniaceae*

Сем. *Caesalpiniaceae* R. Br. in Flinders, Voy. Terra Austr. 2: 551 (1914) («*Caesalpineae*»).

Цветок зигоморфный или почти актиноморфный, почкосложение цезальпиноидное, редко фабоидное, венчик цезальпиноидный, редко

псевдоцезальпиноидный или псевдомотыльковый; рафэ семени равно или длиннее антирафэ, корешок зародыша прямой, ариллюс отсутствует или имеется, но не тонкий, кольцевой.

Typus: *Caesalpinia* L.

Ниже указаны лишь трибы, в объем которых внесены те или иные изменения.

Trib. *Bauhinieae* DC.

Помимо рода *Bauhinia* L. (s.l.) и *Griffonia* я включаю еще род *Barklya*, основываясь на сходстве типов листа и главным образом вследствие сходного уникального полулунного рубчика, неизвестного у других *Fabales*.

Barklya F. v. Muell. in J. Linn. Soc. London (Bot.) 3 : 158 (II 1859); Fragm. 1 : 109 (IV 1859).

Typus: *B. syringifolia* F. v. Muell.

1 вид в Австралии.

Trib. *Cercideae* Bronn in De Formis Pl. Legum : 131 (1822).

Flos zygomorphus, corolla pseudopapilionacea; semina exarillata; folia 1-foliolata.

Typus: *Cercis* L.

Цветок зигоморфный, венчик псевдомотыльковый; ариллюс отсутствует; лист вторичнопростой, однолисточковый.

Только 1 род *Cercis*.

Trib. *Camoensieae* (Yakovl.) Yakovl., stat. nov. — Trib. *Amherstieae* subtrib. *Camoensiinae* Yakovl. in Бот. ж. 53, 6 : 757 (1968).

Typus: *Camoensia* Benth.

Только 1 род.

1. *Camoensia* Welw. ex Benth. in Trans. Linn. Soc. London (Bot.) 25 : 302 (1866), nom. conserv. — *Giganthemum* Welw. in Apont. 14 : 585 (1859), nom. rejec.

Typus: *C. scandens* (Welw.) Gillett.

2 вида в троп. Африке.

Trib. *Amphimanteae* Pellegr. in Not. Syst. (Paris) 2 : 292 (1913).

Typus: *Amphimas* Pierre ex Harms.

Только 1 род.

Триба неясного положения, но отдельные особенности заставляют думать, что она родственна *Caesalpiniaceae*.

Amphimas Pierre ex Harms in Natürlich. Pflanzenfam. Nachtr. 3 : 157 (1906).

Lectotypus: *A. klaineanus* Pierre ex Pellegr.

3—4 вида в Африке.

Роды неясного положения (по Хатчинсону относимые к трибе *Sophoreae* s. Hutch.):

1. *Petaladenium* Ducke (возможно, относится к трибе *Angylocalyceae*).
2. *Sakoanala* R .Vig. (non vidi).
3. *Neohasmsia* R. Vig. (non vidi, возможно, относится к *Angylocalyceae*).
4. *Dussia* Taub. (syn. *Vexillifera* Ducke).

Исключенные роды.

1. *Gourliea* Gill. ex Hook. = *Geoffraea* Jacq.

ЛИТЕРАТУРА

Яковлев Г. П. (1967). Заметки по систематике и географии рода *Sophora* L. и близких родов. Тр. Ленхимфарминститута, 21. — Яковлев Г. П. (1968). Род *Calia* Teran a. Berl. (*Sophoreae*) в Америке. Тр. Ленхимфарминститута, 26. — Яковлев Г. П. (1971, а). Ревизия рода *Ormosia* Jacks. I. Роды *Ruddia* Yakovl. и *Fedorovia*. Бот. ж., 56, 5. — Яковлев Г. П. (1971, б). Заметки о роде *Pericopsis* Thw. (включая *Afrormosia)*. Нов. сист. высших раст., 8. — Яковлев Г. П., Н. А. Демченко, И. К. Зубкова. (1969). Некоторые принципы классификации порядка *Leguminales* Jones в связи с филогенией трибы *Sophoreae* s. Hutch. Бюлл. МОИП, отд. биол., 74, 1. — Dumaz-le-Grand E. (1953). Genus *Xanthocercis*. Bull. Soc. Bot.

France, 99. — H u t c h i n s o n J. (1964). The order of flowering plants. I. II. — H u t c h i n s o n J. (1969). Evolution and phylogeny of flowering plants. — K l o t z s c h J. F. (1857). Genus *Myrospermum* und *Myroxylon*. Bonplandia, 5. — K n a a p - v a n - M e e u w e n M. S. (1962). Reduction of *Afrormosia* to *Pericopsis* (*Papilionaceae*). Bull. Jardin bot. état, 32, 2. — M o h l e n b r o c k R. H. (1962). A revision of the leguminous genus «*Sweetia*». Webbia, 17, 2. — Van der M a e s e n L. J. G. (1970). Primitiae Africanae. VIII. A revision of the genus *Cadia* Forssk. and some remarks regarding *Dicraeopetalum* Harms and *Platycelyphium* Harms. Act. Bot. Neerl., 19, 2. — R u d d V. E. (1965). The Revision of the genus *Ormosia* Jacks. Contr. US. Nat. Herb., 32, 5. — R u d d V. E. (1968). A resume of *Ateleia* and *Cyathostegia*. Contr. US. Nat. Herb., 32, 6. — S m i t h A. C. (1940). Notes on the genus *Amburana* Schwacke a. Taub. (*Torresea* Fr. Allem.). Tropical woods, 62. — T a u b e r t P. (1892—1893). In Engler: «Die Natürlich. Pflanzenfam.», 3, 3. — Y a k o v l e v G. P., I. G. Z o u b k o v a, A. A. Y a t s e n k o - K h m e l e v s k y. (1968). Taxonomie et phylogénie du genre *Angylocalyx* et de la tribu des *Angylocalyceae*. Adansonia, ser. 2, 8, 3. — Y a k o v l e v G. P. (1969). A review of *Sweetia* and *Acosmium*. Notes from the Royal Bot. Gard. Edinb., 29, 3.

Химико-фармацевтический
институт,
Ленинград.

(Получено 13 VI 1971).

SUMMARY

The characters of three main divisions of the order *Fabales* (*Fabaceae*, *Caesalpiniaceae*, *Mimosaceae*), which are assumed as separate families, are defined more accurately. The opinion of the unity of the order is accepted, *Mimosaceae* being the most ancient but highly specialized group. *Caesalpiniaceae* and *Fabaceae* have arisen simultaneously, but the second family is morphologically more specialized.

Genera, which Hutchinson included in tribes *Cadieae* s. Hutch. and *Sophoreae* s. Hutch. and *Podalyrieae* DC. (*Fabaceae*) are revised. They are distributed into 10 natural groups (tribes), which are original reduction ranges.

УДК 582.26 : 551.87 (47+57)

И. В. Макарова

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *THALASSIOSIRA* CL. В КАЙНОЗОЕ НА ТЕРРИТОРИИ СССР

I. V. MAKAROVA. THE HISTORY OF DEVELOPMENT OF REPRESENTATIVES OF THE GENUS *THALASSIOSIRA* CL. IN CAINOZOI ON THE TERRITORY OF THE U. S. S. R.

Статья посвящена истории формирования рода *Thalassiosira* Cl., прослеженной на основании изучения находок панцирей видов этого рода в отложениях различного геологического возраста на территории СССР. В миоценовых, плиоценовых и плейстоценовых морях обнаружено 36 представителей этого рода, принадлежащих к различным биогеографическим группам. Сопоставление видового состава из различных местонахождений позволило выявить время возникновения и длительность существования отдельных видов.

В отложениях различного геологического возраста на территории СССР обнаружены в настоящее время 36 представителей рода *Thalassiosira* Cl., среди которых учтены и споры вымерших видов этого рода. Местонахождения видов *Thalassiosira* известны из миоцена Причерноморья, плиоцена Прикаспийской области, миоцена, плиоцена и плейстоцена Дальнего Востока, а также плейстоцена северо-запада и северо-востока европейской части СССР и на севере Сибири. Больше половины талассиозир, найденных в ископаемом состоянии, принадлежит к морским видам, одна треть — к солоноватоводным и только один вид является пресноводно-солоноватоводным (табл. 1 и 3). Многие из этих видов дожили до настоящего времени и обитают в морях и океанах различных географических зон, часть видов вымерла.

По-видимому, следует считать, что значительное число видов, обитавших в морях миоцена Причерноморья и миоцена-плиоцена Дальнего Востока, были эндемиками[1] (табл. 1 и 2). Некоторые современные эндемичные виды, известные из Причерноморья, имеют длительный геологический возраст и, сохранившись от миоцена до наших дней, обитают в современных Черном, Азовском и Каспийском морях, в то время как дальневосточные эндемики существовали только в морях миоцена и плиоцена и вымерли к настоящему времени. Другая часть видов принадлежит к широкобореальным и арктическо-бореальным, а также к верхнебореальным видам, остальные — к прочим биогеографическим группам (табл. 1).

Ввиду того что одновозрастные отложения из территориально разобщенных местонахождений характеризуются своим определенным видовым составом, целесообразнее изложить историю развития рода *Thalassiosira* по районам. На территории Советского Союза этот род наиболее полно представлен в диатомовых породах трех крупных районов: на юге европейской части СССР, на Дальнем Востоке, включая Сахалин, Камчатку и Курильские острова, а также на северо-западе и на северо-востоке СССР.

---

[1] Другие местонахождения для этих видов пока неизвестны.

ТАБЛИЦА 1

Биогеографические группы видов рода *Thalassiosira* Cl. в миоценовых, плиоценовых и плейстоценовых морях[1]

Местонахождение	Арктическо-бореальные	Верхне-бореальные	Средне-бореальные	Нижнебо-реальные	Широкобо-реальные	Бореально-субтропические	Эндемики	Антарктические	Общее число
На территории СССР в целом	4	3	2	—	4	2	20	1	36
Причерноморье									
миоцен	—	—	—	—	1	—	8	—	9
Прикаспий									
плиоцен	1	—	—	—	—	—	4	—	5
Северо-запад СССР									
плейстоцен	3	2	—	—	3	2	—	—	10
Дальний Восток									
миоцен	3	—	—	—	2	1	11	1	18
плиоцен	4	—	—	—	2	1	7	1	15
плейстоцен	4	—	2	—	2	1	1	—	10

Юг европейской части СССР. Панцири видов *Thalassiosira* обнаружены в отложениях древних морей миоценового и плиоценового возраста, некогда занимавших современные котловины Черноморско-Каспийского бассейна. В морских миоценовых отложениях Причерноморья найдены панцири девяти видов этого рода (Прошкина-Лавренко, 1955, 1960; Козыренко, 1959, 1960; Макарова, 1960, 1962, 1965; Макарова, Козыренко, 1966; Козыренко, Макарова, 1968[2]).

В раннем миоцене (ранний и средний сармат) род *Thalassiosira* представлен одним видом — *Th. excentrica*, унаследованным от морей более древнего возраста (Шешукова-Порецкая и Глезер, 1962). В позднем сармате этот род стал уже богаче. Появились новые виды — *Th. parva, Th. coronifera, Th. subsalina, Th. variabilis,* из них три последних вида в некоторых районах Поздне-Сарматского моря были доминирующими.

В позднем миоцене (мэотисе) шло дальнейшее видообразование, характерное для диатомовой флоры в целом, которое было вызвано, по всей вероятности, разнообразием условий местообитания и меняющимся физико-химическим режимом моря. Для этого времени отмечено шесть видов *Thalassiosira* и среди них новые виды: *Th. maeotica, Th. delicatissima* и *Th. tenera,* из которых первые два характерны для комплекса диатомей мэотического яруса. Время их существования ограничивается только мэотисом, в то время как другие мэотические, а также сарматские виды талассиозир имеют более широкий возрастной диапазон и сохранились до настоящего времени (табл. 3). Обитая в Черном, Азовском и Каспийском морях и являясь в них понто-каспийскими эндемиками, они иногда дают массовое развитие.

---

[1] Биогеографические характеристики ископаемых видов даны с учетом распространения их современных потомков.

[2] Из приведенных в списке 13 видов *Thalassiosira* нами с достоверностью учтены только девять, находки двух видов сомнительны, а для двух остальных нет описания.

ТАБЛИЦА 2

Виды *Thalassiosira* Cl., найденные в ископаемом состоянии на территории СССР

Вид, разновидность, форма	Отношение к солености	Географическое распространение	Мел—палеоцен	Миоцен		Плиоцен		Плейстоцен				
			Урал—Поволжье	Причерноморье	Дальний Восток	Прикаспий	Дальний Восток	Северо-Запад	северо-восток и север Сибири	Дальний Восток	вымершие формы	обитающие в современных морях
Th. nordenskiöldii Cl.	м	ар-бор			+?		+	+		+		+
Th. gravida Cl.	»	»			+?		+	+	+	+		+
Th. aff. *margaritae* (Freng. et Orlando) Kozl.	»	антарк			+		+					+
Th. delicatissima Pr.-Lavr.	с	энд?		+							+	
Th. nativa Sheshuk.	м	»			+						+	
Th. manifesta Sheshuk.	»	»			+						+	
Th. hyalina (Grun.) Gran f. *hyalina*	»	ар-бор			+	+?	+		+	+		+
Th. kryophila (Grun.) Jørg.	м	ар-бор					+	+	+	+		+
Th. baltica (Grun.) Ostf. var. *baltica*	с	шир-бор						+				+
Th. baltica (Grun.) Ostf. var. *fluviatilis* (Lemm.) A. Cl.	с-п	в-бор						+				+
Th. subsalina Pr.-Lavr.	с	энд		+		+						+
Th. polychorda (Gran.) Pr.-Lavr.	м	шир-бор							+	+		+
Th. maeotica Pr.-Lavr.	с	энд		+							+	
Th. parva Pr.-Lavr.	»	»		+								+
Th. variabilis Makar. var. *variabilis*	»	»		+		+						+
Th. coronifera (Pr.-Lavr.) Pr.-Lavr.	»	»		+		+						+
Th. aculeata Pr.-Lavr.	»	»				+						+
Th. ornata Pr.-Lavr.	»	»		+								+
Th. aff. *levanderi* Van Goor	»	в-бор							+			+

Вид, разновидность, форма	Отношение к солености	Географическое распространение	Мел—палеоцен	Миоцен		Плиоцен		Плейстоцен				
			Урал—Поволжье	Причерноморье	Дальний Восток	Прикаспий	Дальний Восток	Северо-Запад	северо-восток и север Сибири	Дальний Восток	вымершие формы	обитающие в современных морях
Th. tenera Pr.-Lavr.	с	энд		+								+
Th. decipiens (Grun.) Jørg.	м	бор-субтр			+?		+	+		+		+
Th. excentrica (Ehr.) Cl.	»	шир-бор	+	+	+		+	+	+	+		+
Th. pacifica Gran et Angst.	»	ср-бор								+		+
Th. singularis Sheshuk.	»	энд			+						+	
Th. antiqua (Grun.) A. Cl. var. *antiqua*	»	шир-бор			+		+	+			+	
Th. frigida A. Cl.	м	ср-бор								+		+
Th. fallax Meunier	»	в-бор						+				+
Th. rotula Meunier	»	бор-субтр						+				+
Споры												
Th. gravida f. *fossilis* Jouse	»	энд			+		+			+	+	
Th. elegans (Brun) Jouse	»	»			+		+				+	
Th. nidulus (Temp. et Brun) Jouse	»	»			+		+				+	
Th. haynaldiella Jouse	»	»			+		+				+	
Th. punctata Jouse	»	»			+		+				+	
Th. tertiaria Sheshuk.	»	»			+		+				+	
Th. undulosa (Mann) Sheshuk.	»	»			+						+	
Th. zabelinae Jouse	»	»			+		+				+	
Всего	36	36	1	9	18	5	15	10	6	10	14	22

Условные обозначения: м — морской; с — солоноватоводный; с-п — солоноватоводно-пресноводный; ар-бор — арктическо-бореальный; шир-бор — широкобореальный; ср-бор — среднебореальный; бор-субтр — бореально-субтропический; энд — эндемик; антарк — антарктический,

Характеризуя видовой состав рода *Thalassiosira* миоценовых морей юга европейской части СССР в целом, следует отметить, что все виды являются солоноватоводными эндемичными, за исключением одного морского широкобореального — *Th. excentrica.* Большинство из них сохранилось до настоящего времени, а два вида вымерли (табл. 2, 3).

ТАБЛИЦА 3

Экологический состав видов *Thalassiosira* в морских бассейнах неогена и плейстоцена на территории СССР

Местонахождение	Возраст	Экологическая группа			Вымершие	Современные	Всего
		морские	солоноватоводные	пресноводно-солоноватоводные			
Для территории СССР в целом	Неоген плейстоцен	24	11	1	14	22	36
Юг европейской части СССР	Миоцен	1	8	—	2	7	9
	Плиоцен	1	4	—	—	5	5
Северо-Запад СССР	Плейстоцен	8	1	1	1	9	10
Дальний Восток	Миоцен	18	—	—	12	6	18
	Плиоцен	15	—	—	8	7	15
	Плейстоцен	10	—	—	1	9	10

В плиоценовых отложениях Прикаспийской низменности найдены панцири пяти видов этого рода (табл. 2). В основном это наследники морей позднего миоцена, которые имели здесь обильное развитие и вошли в состав доминирующего комплекса акчагыльского яруса (Купцова, Парамонова, 1965, 1968). Три вида, *Th. coronifera, Th. subsalina* и *Th. variabilis,* из которых первые два в позднем сармате встречены в массе и не найдены в мэотисе, в акчагыле дали опять вспышку в своем развитии, а *Th. variabilis* продолжала свое существование без перерыва, но никогда не достигала обилия. Вместе с ними в массе вегетировал более молодой вид *Th. aculeata.* Массовое развитие холодолюбивого арктическо-бореального вида *Th. hyalina* в акчагыльском бассейне (Купцова, 1957) вызывает некоторое недоумение, поскольку общий комплекс диатомей этого времени характеризуется теплолюбивыми видами, унаследованными от сарматского и мэотического морей.

В плиоцене Прикаспия также господствовали солоноватоводные эндемичные виды, хотя их число было вдвое меньше, чем в миоцене Причерноморья, но все они дожили до наших дней (табл. 3).

Таким образом, в формировании современного фитопланктона наших южных морей значительную роль сыграли и виды *Thalassiosira,* большинство которых сохранилось от миоцена и плиоцена, не претерпев резких изменений в структуре створок. Такая преемственность во флоре отмечена для диатомей Черного и Каспийского морей в целом (Прошкина-Лавренко, 1955, 1963; Макарова, 1957, 1969).

Дальний Восток. Совсем иной видовой состав и эколого-биогеографические группы рода *Thalassiosira* характеризуют миоценовые, плиоценовые и плейстоценовые моря на Дальнем Востоке (Жузе, 1959а, 1960а, 1961; Шешукова-Порецкая, 1959, 1964, 1965, 1967, 1968; Векшина, 1965, 1968; Козыренко, Шешукова-Порецкая, 1967; Короткевич, 1968; Белевич, 1969).

В отложениях миоценовых морей Дальнего Востока известно 18 морских видов *Thalassiosira.* Большинство из них составляют вымершие виды, а одна треть известна в современных морях и океанах. Три вида: *Th. nordenskiöldii, Th. gravida, Th. kryophila* — обитатели современных северных и дальневосточных морей, два широкобореальных и

один вид бореально-субтропический (табл. 1, 2 и 3). Особый интерес представляет присутствие в отложениях панцирей вида, родственного антарктическому виду *Th. margaritae,* находки которого в ископаемом состоянии известны только в миоценовых и плиоценовых отложениях Камчатки, Сахалина (Шешукова-Порецкая, 1968) и Японии (Koizumi, 1968). Возможно, что это эндемичный вид, свойственный только отложениям Дальнего Востока, и его следует считать самостоятельным — *Th. orientalis* Sheshuk., как это уже было предложено В. С. Шешуковой-Порецкой (1959).

Наиболее распространенными и достигающими значительного обилия видами в миоценовых отложениях следует считать *Th. antiqua,* а также *Th. manifesta* и отчасти *Th. nativa.* Иногда с высокой оценкой обилия («в массе») в позднем миоцене встречается *Th. decipiens.* Судя по изображению этого вида (Шешукова-Порецкая, 1967, табл. 14, *2*), его не следует отождествлять с *Th. decipiens,* а считать самостоятельным, как это и предлагала В. С. Шешукова-Порецкая (1959), назвав его *Th. marujamica* Sheshuk. Особый комплекс составляют эндемичные виды, которых большинство, и представлены они все вымершими формами (табл. 1, 2).

Для миоценового времени в целом на Дальнем Востоке характерно широкое распространение и разнообразие видов *Thalassiosira,* о чем свидетельствует нахождение спор многочисленных видов этого рода в отложениях. Известны споры восьми видов (табл. 2), среди которых наиболее широко распространены споры *Th. zabelinae,* встречающиеся в массе.

Для позднего миоцена Сахалина характерно возникновение новых видов талассиозир и их бурное развитие. Впервые в это время появились *Th. haynaldiella, Th. nidulus, Th. gravida* f. *fossilis,* которые составляют характерный комплекс верхнего миоцена. Значительного обилия достигают и другие виды — *Th. punctata, Th. elegans, Th. undulosa.* Большинство видов продолжало свое существование и в плиоцене, а некоторые, как *Th. nativa, Th. manifesta, Th. undulosa,* имели, по-видимому, довольно ограниченный геологический возраст, так как их находки неизвестны в более молодых отложениях, а одна треть видов сохранилась до наших дней (табл. 2, 3). А. П. Жузе (1962 : 239) подчеркивает, что граница между миоценом и плиоценом характеризуется массовым появлением и обилием видов *Thalassiosira,* особенно их спор.

В плиоценовых морях продолжали существовать позднемиоценовые виды, не снижая своего господства и в среднеплиоценовое время (Жузе, 1962). В отложениях плиоценового возраста известно 15 морских видов *Thalassiosira,* из которых почти половина являются характерными для современных дальневосточных морей, а другие вымерли (табл. 3). По сравнению с миоценовым морем в плиоцене уменьшилось число вымерших к настоящему времени форм и эндемиков, и видовой состав рода несколько приблизился к современному. Самым древним видом в этих отложениях является *Th. antiqua,* широко известная в миоцене Сахалина, Камчатки и Курильских островов. Остальные семь вымерших видов представлены спорами, среди которых, как и в миоцене, оставались доминирующими *Th. gravida* f. *fossilis* и *Th. zabelinae.* Кроме них, значительного обилия достигали *Th. nidulus* и *Th. haynaldiella.* Длительность их существования была довольно ограниченной, они вымерли в плиоцене, за исключением *Th. gravida* f. *fossilis,* находки которой известны и в более молодых отложениях, в раннем плейстоцене.

Из числа современных видов в морях плиоцена обитали в основном холодолюбивые арктическо-бореальные (табл. 1). К концу плиоцена произошел заметный спад в развитии этого рода, и хотя многие виды еще существовали, но уже не имели прежнего обилия.

В отложениях плейстоценовых морей на Дальнем Востоке известны находки 10 видов *Thalassiosira,* которые так же, как и в более древних

отложениях, являются морскими. Почти все они широко представлены в настоящее время в поверхностных осадках и планктоне дальневосточных морей и Тихого океана (*Th. nordenskiöldii, Th. gravida, Th. hyalina, Th. kryophila, Th. excentrica, Th. pacifica* и др.). Преобладают арктическо-бореальные виды с примесью широкобореальных и среднебореальных (табл. 1). И только один вид вымерший, представленный спорами, сохранившимися также от миоценовых и плиоценовых морей (табл. 2).

Видовой состав рода *Thalassiosira* от миоцена к плейстоцену явно обедняется и приобретает современный характер за счет исчезновения древних эндемичных видов и появления молодых видов: *Th. polychorda, Th. pacifica, Th. frigida.* Виды же, унаследованные от миоценовых морей, в плейстоцене приобретают отчетливое морфологическое сходство с ныне живущими формами. Однако резкой смены в систематическом и эколого-географическом составах у этого рода на Дальнем Востоке не произошло. Ныне живущие виды *Thalassiosira* в дальневосточных морях в общих чертах сохранили сходство с миоценовыми и плиоценовыми видами, что подтверждается данными А. П. Жузе (1962) для диатомовой флоры Дальнего Востока в целом.

Северо-запад СССР. Иной видовой состав и биогеографический характер свойствен роду *Thalassiosira* в морских бассейнах четвертичного периода на территории северо-запада СССР. Находки панцирей 10 видов известны из плейстоценовых отложений Ленинградской области, Карелии, Кольского полуострова и Прибалтики (Cleve-Euler, 1915—1917; Brander, 1937a, b, 1938, 1943; Hyyppä, 1937; Mölder, 1938, 1944; Горецкий, 1949; Черемисинова, 1952, 1957, 1959, 1960, 1961а, б, 1962; Ладышкина, 1955; Шешукова-Порецкая, 1955; Бискэ, Лак, 1956, 1959; Лак, 1959; Вострухина, Ладышкина, 1960; Джиноридзе, Клейменова, 1965а, б; Усикова и др., 1967; Вишневская и др., 1968). В основном это морские виды и только один солоноватоводный, представленный солоноватоводной и пресноводно-солоноватоводной разновидностями (табл. 1, 3). Большинство составляют холодолюбивые виды, обитающие в настоящее время в северных и дальневосточных морях, а одна разновидность, *Th. antiqua* var. *antiqua*, является вымершей. Панцири этого вида встречены в морских межледниковых отложениях Ленинградской обл., Эстонской ССР и Кольского полуострова (Черемисинова, 1960, 1961б, 1962) и, возможно, его следует отнести к руководящим видам межледниковья, так как в других отложениях он не обнаружен. В межледниковом Мгинском море, отложения которого встречены в котловине Ладожского озера, в долине рек Мги и Вытегры, в бассейне Онеги, на Кольском полуострове и в Карелии, известно обитание семи видов *Thalassiosira* (Горецкий, 1949; Черемисинова, 1952, 1957, 1959, 1960, 1961а, б, 1962). Среди них — наиболее распространенный арктическо-бореальный вид *Th. gravida,* который сопровождают широкобореальные и верхнебореальные виды *Th. excentrica, Th. decipiens, Th. baltica* и *Th. fallax,* последние два холодолюбивые вида не отмечены для более молодых отложений четвертичного периода.

В поздне- и послеледниковых морских отложениях северо-запада СССР обнаружен сходный комплекс холодолюбивых видов: *Th. gravida, Th. excentrica, Th. decipiens*, за исключением теплолюбивого вида *Th. rotula*; среди них наибольшее распространение имеет *Th. gravida* (Бискэ, Лак, 1956; Вострухина, Ладышкина, 1960; Джиноридзе, Клейменова, 1965б; Усикова и др., 1967).

Интересны находки панцирей талассиозир в морских межморенных отложениях на северо-западе СССР, где обнаружено пять видов *Thalassiosira* (Шешукова-Порецкая, 1955). Четыре вида, *Th. gravida, Th. kryophila, Th. excentrica* и *Th. decipiens*, как уже сказано выше, характеризуют межледниковые отложения, а отчасти и послеледниковые, а арктическо-бореальный вид *Th. nordenskiöldii* найден впервые; в современных северных и дальневосточных морях этот вид развивается ранней весной в больших количествах.

Таким образом, род *Thalassiosira* в плейстоцене северо-запада СССР представлен молодыми видами, среди которых только один вымерший и девять современных видов, имеющих довольно широкое распространение, в противоположность эндемикам миоцена юга европейской части СССР.

Северо-восток СССР. Находки видов *Thalassiosira* на северо-востоке СССР (Лосева, 1966, 1968) и на севере Сибири (Белевич, Мотылинская, 1968) в плейстоценовых отложениях дополняют видовой комплекс, характерный для этого возраста. Как и в вышеописанных районах, здесь по-прежнему руководящий комплекс составляют холодолюбивые *Th. excentrica, Th. gravida* и *Th. kryophila*, которые дополняют другие холодолюбивые виды: *Th. hyalina, Th. polychorda,* не отмеченные в плейстоценовых отложениях северо-запада СССР.

Подводя итог вышесказанному, следует отметить, что среди 36 представителей рода *Thalassiosira,* найденных в ископаемом состоянии на территории СССР, не все виды имеют одинаковую историю; время возникновения, длительность существования, распространение и обилие у них во многом различны.

Одним из двух самых древних видов этого рода, известным из отложений верхнего мела восточного склона Урала и палеоцена Поволжья, является *Thalassiosira excentrica* (Диатомовый анализ, 1949—1950). Этот вид не только самый древний, но и наиболее распространенный в отложениях различного возраста. Его находки известны из майкопских отложений Краснодарского края (Шешукова-Порецкая и Глезер, 1962), из миоцена Таманского полуострова (Макарова, 1960; Козыренко, Макарова, 1968) и миоцена—плиоцена Дальнего Востока (Жузе, 1954, 1959а, 1960а; Козыренко и Шешукова-Порецкая, 1967). Широко представлен этот вид в плейстоценовых отложениях и донных осадках дальневосточных морей (Жузе, 1954, 1957а, б, 1958, 1959б, в, 1960б, 1962; Чемеков, 1957; Жузе, Коренева, 1959; Жузе, Сечкина, 1959; Семина, Жузе, 1959; Сечкина, 1959), а также в отложениях плейстоцена северо-запада и северо-востока СССР (Черемисинова, 1952, 1957, 1960; Ладышкина, 1955; Шешукова-Порецкая, 1955; Лак, 1959; Вострухина, Ладышкина, 1960; Клейменова, 1965а, б; Усикова и др., 1967; Белевич, Мотылинская, 1968; Лосева, 1968). Этот вид, обладая длительным геологическим возрастом и эволюционной пластичностью, сохранился до наших дней, претерпев некоторые морфологические изменения, и обитает почти во всех морях СССР и океанах.

Другим, почти столь же древним видом, представленным вымершей формой и имеющим также длительную возрастную историю, от палеогена до антропогена, следует считать *Thalassiosira antiqua* var. *antiqua.* Эта разновидность известна у нас из миоцена и плиоцена Дальнего Востока (зарубежные находки относятся к нижнему эоцену Дании), где она представлена довольно обильно (Жузе, 1959а, б; Козыренко, Шешукова-Порецкая, 1967; Шешукова-Порецкая, 1967, 1968; Векшина, 1968). Эта разновидность характерна также для морских межледниковых отложений Ленинградской области, Эстонской ССР и Кольского полуострова (Черемисинова, 1960, 1961б, 1962).

Наибольший расцвет видообразования и обилия видов рода *Thalassiosira* отмечен в миоцене и на границе миоцена и плиоцена. Это характерно и для морей юго-запада европейской части СССР и для Дальнего Востока, хотя их история шла совершенно различными путями. Некоторые виды просуществовали относительно небольшое время, ограниченное одним геологическим веком или эпохой, как например *Th. maeotica, Th. delicatissima* в мэотическом море Причерноморья или *Th. nativa, Th. manifesta, Th. singularis* в миоценовых дальневосточных морях. Другие виды существовали в течение более длительного периода. Появившись в миоцене и пережив своей расцвет при переходе от миоценовой к плиоценовой флоре, они сохранились еще в среднем плиоцене и потеряли свое значение только в конце плиоцена. Особенно отчетливо это

можно проследить по видам, сохранившимся в виде спор. Большинство видов, возникнув в миоценовых морях юго-запада СССР или Дальнего Востока, дожили до наших дней и обитают в планктоне современных морей этих районов, не претерпев резких морфологических изменений в структуре панцирей, что свидетельствует о сходстве в условиях их местообитаний в отдельные, более ранние и более поздние географические периоды. Однако есть и более молодые виды, которые появились только в плейстоцене: *Th. baltica, Th. pacifica, Th. polychorda, Th. rotula, Th. fallax;* некоторые из них довольно широко распространились и встречаются в современных морях и океанах в большом количестве. Таким образом, из всех видов рода *Thalassiosira,* найденных в ископаемом состоянии на территории СССР, большинство (22 вида) является ныне живущими и обитает в современных морях, а 14 видов — вымершие (табл. 2).

ЛИТЕРАТУРА

Белевич А. М. (1969). О находке морских неогеновых диатомей в районе мыса Энмакай (северное побережье Чукотки). Уч. зап. НИИГА. Палеонтология и биостратиграфия, 28. — Белевич А. М., Т. А. Мотылинская. (1968). Четвертичные диатомеи севера Сибири и их стратиграфическое значение. В кн.: Ископаемые диатомовые водоросли СССР. — Бискэ Г. С., Г. Ц. Лак. (1956). Позднеледниковые морские отложения в Карело-Финской ССР. Тр. Карело-Финск. фил. АН СССР, 3. — Бискэ Г. С., Г. Ц. Лак. (1959). Межледниковые отложения Карелии. Тр. Карельск. фил. АН СССР, 11, Материалы по геологии Карелии. — Векшина В. Н. (1965). Среднемиоценовый комплекс диатомовых Курильских островов. Тез. докл. к Первому всесоюзн. палеоальголог. совещ., Новосибирск. — Векшина В. Н. (1968). Среднемиоценовый комплекс диатомей Курильских островов. В кн.: Ископаемые диатомовые водоросли СССР. — Вишневская Е. М., Р. Н. Джиноридзе, И. А. Купцова, М. А. Травина. (1968). Четвертичная диатомовая флора Ленинградской области. В кн.: Ископаемые диатомовые водоросли СССР. — Вострухина Т. М., Т. Е. Ладышкина. (1960). Некоторые данные по изучению пыльцы и диатомовых водорослей в послеледниковых отложениях Онежского полуострова. Сб. по палеогр. и стратигр. четвертичн. и третичн. отложений, 2. — Горецкий Г. И. (1949). Карельское межледниковое море. Вопр. геогр., 12. — Джиноридзе Р. Н., Г. И. Клейменова. (1965а). Данные споровопыльцевого и диатомового анализов об отложениях аллередского времени Ленинградской обл. Baltica, 2. — Джиноридзе Р. Н., Г. И. Клейменова. (1965б). Материалы к палеоботанической характеристике поздне- и послеледниковых отложений Лахтинской котловины. Проблемы палеогеографии. — Диатомовый анализ. (1949—1950). — Жузе А. П. (1954). О диатомовых третичного возраста в донных осадках дальневосточных морей. Тр. Инст. океанол. АН СССР, 9. — Жузе А. П. (1957а). Диатомовые в донных осадках Берингова моря. Тр. Комисс. по изуч. четвертичн. периода АН СССР, 13. — Жузе А. П. (1957б). Диатомовые в поверхностном слое осадков Охотского моря. Тр. Инст. океанол. АН СССР, 22. — Жузе А. П. (1958). Стратиграфия донных отложений и палеография дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана (по данным диатомового анализа). Автореф. диссерт. — Жузе А. П. (1959а). Основные этапы развития флоры морских диатомовых водорослей (*Diatomeae*) на Дальнем Востоке в третичном и четвертичном периодах. Бот. ж., 44, 1. — Жузе А. П. (1959б). Диатомовые в донных отложениях северо-западной части Тихого океана. ДАН СССР, 125, 4. — Жузе А. П. (1959в). О палеографии дальневосточных морей (по материалам диатомового анализа). В кн.: Вопросы биостратиграфии континентальных толщ. Тр. III сессии Всесоюзн. палеонтол. общ. (24—29 января 1957 г.). — Жузе А. П. (1960а). Морские диатомовые водоросли неогенового возраста. В кн.: Дочетвертичная микропалеонтология. — Жузе А. П. (1960б). Диатомовые в поверхностном слое осадков Берингова моря. Тр. Инст. океанол. АН СССР, 32. — Жузе А. П. (1961). Морские диатомовые миоценового и плиоценового возраста Дальнего Востока. Бот. мат. отд. спор. раст. БИН АН СССР, 14. — Жузе А. П. (1962). Стратиграфические и палеогеографические исследования в северо-западной части Тихого океана. — Жузе А. П., Е. В. Коренева. (1959). К палеогеографии Охотского моря. ИАН СССР. Сер. геогр., 2. — Жузе А. П., Т. В. Сечкина. (1959). Диатомовые водоросли в отложениях Курило-Камчатской впадины. Тр. Инст. океанол. АН СССР, 12. — Козыренко Т. Ф. (1959). К диатомовой флоре верхнемиоценовых отложений степного Крыма. 2. Вестн. ЛГУ, 21, сер. биол., 4. — Козыренко Т. Ф. (1960). Диатомовые водоросли верхнемиоценовых отложений Восточного Крыма (Кировский, Советский и Ленинский районы). Автореф. диссерт. — Козыренко Т. Ф., И. В. Макарова. (1968). Морские и солоноватоводные диатомеи миоцена юга европейской части СССР. В кн.: Ископаемые диатомовые водоросли СССР. — Козыренко Т. Ф., В. С. Шешукова-Порецкая. (1967). Материалы к изучению диатомовых водорослей неогена южных Курильских остро-

вов. Вестн. ЛГУ, 21. — Короткевич О. С. (1968). Диатомовые водоросли из воямпольской и кавранской серий Западной Камчатки. В кн.: Ископаемые диатомовые водоросли СССР. — Купцова И. А. (1957). Диатомовые водоросли акчагыльских отложений района г. Уральска. ДАН СССР, 113, 6. — Купцова И. А., Н. В. Парамонова. (1965). Диатомовые водоросли акчагыла и апшерона Прикаспийской низменности. Тез. докл. к Первому всесоюзн. палеоальголог. совещ., Новосибирск. — Купцова И. А., Н. В. Парамонова. (1968). Диатомеи акчагыльских и апшеронских отложений Прикаспийской низменности. В кн.: Ископаемые диатомовые водоросли СССР. — Ладышкина Т. Е. (1955). Материалы к изучению диатомовых водорослей четвертичных отложений Прибалтики. Уч. зап. ЛГУ, 191, сер. биол. наук, 40. Альгология и микология. — Лак Г. Ц. (1959). Диатомовые четвертичных отложений Карелии. Тр. Карельск. фил. АН СССР, 11. Матер. по геол. Карелии. — Лосева Э. И. (1966). Некоторые интересные виды диатомовых водорослей из морских межледниковых отложений севера европейской части СССР. Новости сист. низших раст. — Лосева Э. И. (1968). Диатомеи из плейстоценовых отложений Притиманья. В кн.: Ископаемые диатомовые водоросли СССР. — Макарова И. В. (1957). Диатомовые водоросли планктона Среднего и Южного Каспия. Бот. ж., 42, 2. — Макарова И. В. (1960). К флоре диатомовых водорослей неогена Таманского полуострова. Вестн. ЛГУ, 3, сер. биол., 1. — Макарова И. В. (1962). Возраст и морфология некоторых каспийско-черноморских видов рода *Thalassiosira* Cl. Бот. ж., 47, 7. — Макарова И. В. (1965). Новые данные к флоре диатомовых водорослей неогена Таманского полуострова. Новости сист. низших раст. — Макарова И. В. (1969). Формирование и родственные связи фитопланктона Черного, Азовского и Каспийского морей. Бот. ж., 54, 3. — Макарова И. В., Т. Ф. Козыренко. (1966). Диатомовые водоросли из морских миоценовых отложений юга европейской части СССР. — Прошкина-Лавренко А. И. (1955). Реликтовые диатомовые в планктоне Черного моря. Бот. матер. отд. спор. раст. Бот. инст. АН СССР, 10. — Прошкина-Лавренко А. И. (1960). Новые и интересные диатомовые водоросли из меотических отложений Причерноморья. Бот. матер. отд. спор. раст. Бот. инст. АН СССР, 13. — Прошкина-Лавренко А. И. (1963). Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. — Семина Г. И., А. П. Жузе. (1959). Диатомовые водоросли в биоценозах и танатоценозах западной части Берингова моря. Тр. Инст. океанол. АН СССР, 30. — Сечкина Т. В. (1959). Диатомовые в длинной колонке донных отложений из Японского моря. ДАН СССР, 126, 1. — Усикова Т. В., Т. И. Клейменова, Р. Н. Джиноридзе. (1967). К вопросу о позднеледниковой истории Балтики в районе Ленинграда. Baltica, 3. — Чемеков Ю. Ф. (1957). О четвертичной истории Охотского моря. Изв. Всесоюзн. геогр. общ., 89, 3. — Черемисинова Е. А. (1952). Морская диатомовая флора межледниковых отложений в долине рр. Мги и Вытегры и в котловине Ладожского озера. Автореф. диссерт. — Черемисинова Е. А. (1957). Морская диатомовая флора четвертичных отложений котловины Ладожского озера. Бюлл. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, 21. — Черемисинова Е. А. (1959). Палеография мгинского моря (на основе данных диатомового анализа). ДАН СССР, 129, 2. — Черемисинова Е. А. (1960). К вопросу о возрасте морских межледниковых отложений на р. Мге Ленинградской области. Бюл. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, 25. — Черемисинова Е. А. (1961а). Диатомовые морских межледниковых отложений в бассейне Онеги. ДАН СССР, 139, 3. — Черемисинова Е. А. (1961б). Диатомовые морских межледниковых отложений Эстонской ССР. ДАН СССР, 141, 3. — Черемисинова Е. А. (1962). Диатомовая флора морских межледниковых отложений Кольского полуострова. Матер. по геол. и полезн. ископ. северо-запада РСФСР, 3. — Шешукова-Порецкая В. С. (1955). Диатомовые водоросли морских межморенных отложений европейской части СССР. Уч. зап. ЛГУ, 191, сер. биол. наук, 40. Альгология и микология. — Шешукова-Порецкая В. С. (1959). К ископаемой диатомовой флоре Южного Сахалина (морской неоген). Вестн. ЛГУ, 15, сер. биол. наук, 3, 15. — Шешукова-Порецкая В. С. (1964). Новые и редкие морские диатомовые водоросли из неогена Сахалина и Камчатки. Новости сист. низших раст. — Шешукова-Порецкая В. С. (1965). Неогеновые морские диатомовые водоросли Дальнего Востока. Тез. докл. к Первому всесоюзн. палеоальголог. совещ., Новосибирск. — Шешукова-Порецкая В. С. (1967). Неогеновые морские диатомовые водоросли Сахалина и Камчатки. — Шешукова-Порецкая В. С. (1968). Морские диатомеи неогеновых отложений Дальнего Востока. В кн.: Ископаемые диатомовые водоросли СССР. — Шешукова-Порецкая В. С., З. И. Глезер. (1962). Диатомовые водоросли, силикофлагеллаты и эбриидеи из майкопских отложений с р. Шибик. Уч. зап. ЛГУ, 313. — Brander G. (1937a). Zur Deutung der intramoränen Tonablagerungen an der Mga, unweit von Leningrad. Compt. rend. Soc. geol. Finlande, 10. — Brander G. (1937б). Ein Interglacialfund bei Rouhiala in Südostfinnland. Bull. Commiss. geol. Finlande, 118. — Brander G. (1938). Entgegnung auf Dr. E. Hyyppäs Kritik meiner Abhandlung «Ein Interglazialfund bei Rouhiala in Südostfinnland». Bull. Commiss. geol. Finlande, 123. — Brander G. (1943). Neue Beiträge zur Kenntnis der interglazialen Bildungen in Finnland. Bull. Commiss. geol. Finlande, 128. — Cleve-Euler A. (1915—1917). New contributions to the Diatomaceous flora of Finland. Arkiv bot., 14, 9. — Hyyppä E. (1937). Postglazial changes of shore-line in South Finland. Bull. Commiss. geol. Finlande, 120. — Koizumi I. (1968). Tertiary diatom flora of Oga peninsula, Akita prevecture, Northeast Japan. Sci. Rep. Tohoku Univ.,

40, 3. — Mölder K. (1938). Die rezente Diatomeenflora Estlands. Ann. bot. Soc. zool.-bot. fennicae «Vanamo», 12, 2. — Mölder K. (1944). Das Karelische Eismeer im Lichte der fossilen Diatomeenfunde. Bull. Commiss. geol. Finlande, 132.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 23 II 1971).

SUMMARY

On the U.S.S.R. teritory findings of the shells of the genus *Thalassiosira* are known in deposits of miocene, pliocene and pleistocene where 36 representatives have been discovered. Many species survived until present time and nowadays inhabit seas and oceans, but some species have died out. Endemism is characteristic for the extinct species. The very prime of species formation and abundance of *Thalassiosira* species is marked in miocene and on the border of miocene and pliocene. A number of species existed for a comparatively short time, limited by one geological period or epoch. Other species enjoyed a longer period of existance, and, having arisen in miocene or pleistocene seas of south-west of the U.S.S.R. or the Far East survived up to present days and live in plancton of modern seas.

УДК 537.533.35 : 581.84+546.3]581.11 : 581.43[582.951.4+582.542.1

Е. Ю. Стамболцян

СИМПЛАСТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ЭНДОДЕРМЫ В КОРНЕ ПРОРОСТКА ТОМАТА И ПШЕНИЦЫ

С 2 таблицами рисунков

E. Yu. STAMBOLTSYAN. SYMPLASTIC CONNECTIONS OF ENDODERMIS OF THE GERM ROOT OF TOMATO AND WHEAT

Электронномикроскопическое исследование клеток эндодермы и соседних с нею тканей — перицикла и коровой паренхимы, обнаруживает наличие плазмодесм, соединяющих друг с другом клетки исследованных тканей во всех зонах корня. Показано наличие плазмодесм в радиальных стенках клеток эндодермы в зоне корневых волосков и в проэндодерме, где плазмодесмы в радиальных стенках встречаются столь же часто, как и в тангентальных. Таким образом, через эндодерму, вероятно, может проходить симпластический транспорт ионов из наружной среды в центральный цилиндр корня, а также транспорт веществ от одной клетки к другой — вдоль оси корня. Показана наиболее типичная структура плазмодесм в меристематических и дифференцированных клетках. Выявлены постоянные контакты элементов эндоплазматического ретикулума с плазмодесмами, что свидетельствует в пользу гипотезы о переходе тяжей ретикулума из одной клетки в другую внутри канала плазмодесмы. Обсуждается роль плазмодесм в симпластическом транспорте в связи с разногласиями в интерпретации ультраструктуры плазмодесм.

Эндодерма занимает пограничное положение между двумя функционально различными системами тканей. По происхождению она относится к коре, которая вместе с эпидермисом корня осуществляет функцию поглощения веществ из наружного раствора и передачи их проводящим тканям центрального цилиндра. Будучи пограничной тканью по происхождению и по функциональному значению, эндодерма вместе с тем располагается в глубине корня, и способ связи ее клеток с соседними клетками перицикла и коры безусловно представляет интерес для понимания ее роли в транспорте веществ по корню.

Известно, что клетки в тканях растений часто соединены друг с другом посредством плазмодесм. Существование таких «цитоплазматических мостиков» между протопластами соседних клеток было обнаружено еще анатомами XIX века (Tangl, 1870, — по: Meeuse, 1957). Световая микроскопия и, начиная с 1957 года (Buvat, 1957; Strugger, 1957), исследования с помощью электронного микроскопа дали большой фактический материал, позволяющий говорить о существовании плазмодесм в тканях всех исследованных высших растений.

В настоящей работе сообщаются результаты электронномикроскопического исследования симпластических связей эндодермы и соседних с нею тканей — коровой паренхимы и перицикла.

Материал и методика

Объектами исследования служили корни трехдневных и десятидневных проростков томата *Lycopersicon esculentum* Mill. и корни трехдневных проростков пшеницы *Triticum aestivum* L., выращенных на разбавленном растворе Кноппа. Кусочки корней 0.5 см длиной фиксировались в 3%-м растворе глутаральдегида на фосфатном буфере (pH ~ 7.0) в течение 1.5 часов при комнатной температуре.

Затем они промывались в 0.05 М фосфатном буфере и дополнительно фиксировались в 1%-м растворе четырехокиси осмия. Материал заливался в эпон 812. Срезы приготовлялись на ультратомах Reichert и LKB, контрастировались на сеточках уранилацетатом и цитратом свинца. Просмотр материала и съемка производились на электронных микроскопах JEM-5 и Tesla BS-413.

Результаты

Электронномикроскопическое изучение связей эндодермы с соседними тканями проводилось в трех последовательных зонах корня — меристематической, зоне растяжения и зоне корневых волосков. На всех уровнях корня в исследованных участках были обнаружены плазмодесмы. Они соединяли друг с другом клетки коры, кору с эндодермой (через наружную тангентальную стенку эндодермы), эндодерму и перицикл (через внутреннюю тангентальную стенку эндодермы), клетки перицикла между собой (радиальные стенки клеток перицикла).

Следует подчеркнуть, что плазмодесмы были обнаружены в радиальных стенках эндодермы (табл. I, *см. вклейки в конце номера)*. В зоне корневых волосков число плазмодесм в радиальных стенках клеток эндодермы не было значительным, и только большое количество просмотренного материала дало возможность выявить отдельные картины плазмодесм в радиальных стенках. Несомненно, это объясняется сильным растяжением клетки эндодермы вдоль оси корня, в связи с чем увеличивается расстояние между отдельными участками оболочки с плазмодесмами и уменьшается вероятность попадания плазмодесм в срез. В меристематических клетках эндодермы плазмодесмы в радиальных стенках встречаются столь же часто, как и в тангентальных стенках. Это, возможно, согласуется с данными об обилии плазмодесм в меристематических клетках (Juniper, 1963) и их частичном исчезновении или маскировке при созревании клеток.

На табл. II, *1* показаны плазмодесмы в радиальных стенках клеток проэндодермы в меристематической зоне кончика корня пшеницы. Видно, что в тех областях клеточной стенки, где плазмодесмы располагаются группами, образуется расширение стенки клетки, и плазмалемма глубже вдается в цитоплазму.

На продольных срезах плазмодесмы клеток эндодермы и других тканей корня, независимо от фазы развития, чаще всего имеют типичную структуру. Это простые неразветвленные тяжи длиною 0.1—0.5 мк и диаметром 300—600 Å. Клеточная стенка вблизи плазмодесм образует выступ в виде бугорка внутрь каждой клетки (табл. II, *1, 2*). Видно, что бугорки прокрашиваются при фиксации слабее, чем остальная часть клеточной стенки, что говорит, вероятно, об ее ином химическом составе в зоне бугорка.

Диаметр плазмодесм в меристематических клетках корней томата и пшеницы, как правило, одинаков на всем протяжении плазмодесмы. В дифференцированных клетках наряду с однородными по всей длине плазмодесмами выявляются и такие, у которых на уровне срединной пластинки в плазмодесме наблюдается центральная полость или, по другой терминологии (Krull, 1960), срединный узелок (табл. II, *3, 4*). В клетках коровой паренхимы корня томата в зоне развитых корневых волосков, где клеточные стенки значительно утолщаются, встречаются ветвистые плазмодесмы (табл. II, *5*).

В настоящей работе мы не можем показать все детали тонкого строения плазмодесм, поскольку исследование проводилось при сравнительно небольших увеличениях микроскопа, однако некоторые моменты мы хотим подчеркнуть.

На табл. II, *5* видно, что плазмалемма загибается в канал плазмодесмы. Таким образом, мембрана, выстилающая канал плазмодесмы, является плазмалеммой. Непрерывность плазмалеммы соседних клеток в местах плазмодесм ярко демонстрируется картинами, полученными при плазмолизе (табл. I, *2*), когда плазмалемма далеко отходит от кле-

точной стенки, и лишь в районе плазмодесм связь плазмалеммы с оболочкой клетки сохраняется.

На многих микрофотографиях вся плазмодесма кажется равномерно электронноплотной. Такая картина особенно характерна для молодых, недифференцированных клеток (табл. II, *1*). Однако иногда внутри плазмодесменной трубки выявляется более светлая периферическая зона и очень плотный высококонтрастный центральный стержень, как это видно на продольных срезах плазмодесм на табл. II, *4*. Такую структуру плазмодесм можно выявить также на некоторых фотографиях поперечных срезов плазмодесм (табл. II, *6*).

На очень многих сделанных нами фотографиях видно, что элементы эндоплазматического ретикулума, располагающиеся часто в периферическом слое цитоплазмы параллельно клеточной поверхности, в местах плазмодесм дают ответвления, перпендикулярные поверхности клетки, и углубляются в плазмодесмы. Непрерывность ретикулума соседних клеток через плазмодесмы нами не была прослежена, но картины тесных контактов элементов эндоплазматического ретикулума соседних клеток через плазмодесмы получены в большом количестве.

Обсуждение результатов

Полученные нами данные позволяют говорить о том, что во всех зонах корня проростков томата и пшеницы эндодерма посредством плазмодесм связана с соседними тканями — перициклом и коровой паренхимой, и, следовательно, цитоплазма ее клеток входит в состав симпласта коры корня.

Нам удалось выявить наличие плазмодесм в радиальных стенках клеток эндодермы. В литературе мы не встречали упоминания о наличии связи эндодермальных клеток между собой, кроме данных Хелдера и Боэрма (Helder a. Boerma, 1969), рассматривавших обнаруженную ими единственную плазмодесму в радиальных стенках эндодермы как случайную. Мы, напротив, считаем, что в радиальных стенках плазмодесмы встречаются довольно часто, но вероятность попадания их в срез уменьшается по мере растяжения клетки, и необходим просмотр большого количества материала, чтобы убедиться в реальности существования плазмодесм в радиальных стенках клеток эндодермы.

Обнаруженная связь эндодермальных клеток с соседними тканями и между собою позволяет говорить о возможности транспорта ионов из наружной среды в центральный цилиндр корня в радиальном направлении, а также о возможности транспорта веществ от одной клетки эндодермы к другой — вдоль оси корня по симпласту.

Однако вопрос о симпластическом транспорте веществ по тканям корня в настоящее время, как показывает анализ литературы, не имеет однозначного решения и тесно связан с вопросом о тонкой структуре плазмодесм, который в свою очередь, несмотря на большое количество работ, является до сих пор предметом дискуссии.

Единственным твердо установленным фактом является то, что канал плазмодесм выстлан плазмалеммой, следовательно, можно говорить с уверенностью о непрерывности плазмалеммы от клетки к клетке (Buvat, 1957, 1958, 1960, 1963; Krull, 1960; Kollmann u. Schumacher, 1962; Frey-Wyssling и др., 1964; Cronshaw, 1965; Dolzmann, 1965; Wardrop, 1965; López-Sáez и др., 1966; Hepler a. Newcomb, 1967; O'Brien a. Thimann, 1967; Robards, 1968; Васильев, 1969; Helder a. Boerma, 1969; Shih a. Currier, 1969, и др.). В нашей работе также показано, что плазмалемма выстилает канал плазмодесм.

Диаметр плазмодесм в меристематических клетках корней томата и пшеницы, как правило, одинаков на всем протяжении, что соответствует данным других исследователей (Васильев, 1969). В дифференцированных клетках наряду с однородными по всей длине плазмодесмами выявляются такие, у которых на уровне срединной пластинки в плаз-

модесме наблюдается центральная полость, или срединный узелок, по другой терминологии (Krull, 1960). Предполагают, что наличие срединного узелка свидетельствует о более сложном типе плазмодесм — о ветвистых плазмодесмах (Васильев, 1969; Helder a. Boerma, 1969). Из обзора литературы относительно ветвистых плазмодесм можно заключить, что они характерны для соединений клеток в проводящих путях (Kollmann u. Schumacher, 1962, 1963; Esau a. Cheadle, 1965, и др.). Так, показано на примере развития плазмодесм между клеткой-спутником и ситовидной трубкой во флоэме *Acer pseudoplatanus* (Wooding a. Northcote, 1965), что в молодой клеточной стенке сначала наблюдаются простые плазмодесмы. Затем со стороны клетки-спутника плазмодесма ветвится в форме буквы V, а при созревании каждая плазмодесма дает 2—4 тяжа в сторону клетки-спутника. Сходная картина ветвления плазмодесм показана во флоэме колеоптилей проростка хлопчатника (Shih a. Currier, 1969). От 5 до 10 ответвлений плазмодесм со стороны клетки-спутника сливаются в центральной полости, образуя единственный тяж, идущий в членик ситовидной трубки. Авторы считают такую модификацию плазмодесм характерной для проводящих тканей и связывают эти структуры с активным участием в транспорте углеводов из флоэмы. Ветвление плазмодесм отмечено также в стенках между паренхимой и развивающимися ксилемными элементами в колеоптилях овса (Cronshaw, 1965).

Другие исследователи (Krull, 1960) считают, что ветвление плазмодесм означает только их деление (разделяются концы тяжей, оставляя центральный узелок неразделенным), и это связано со вторичным увеличением объема клеточной стенки при симпластическом росте клетки. Такое заключение кажется нам более правильным, поскольку этим может быть объяснено также ветвление плазмодесм между проводящими клетками и пучковой паренхимой (и в ксилемных элементах, и в ситовидных трубках к моменту ветвления плазмодесм начинается отложение материала вторичной клеточной стенки). На наших фотографиях ветвление плазмодесм можно рассмотреть в клетках коровой паренхимы корня *Lycopersicon esculentum* в местах, где клеточная стенка значительно утолщается (табл. II, *5*).

Основные разногласия в литературе касаются интерпретации тонкого строения канала плазмодесм. Материалы, полученные различными исследователями, дают возможность разнообразных толкований ультраструктуры плазмодесм, нашедших отражение в различных схемах их строения.

По мнению ряда исследователей, центральный стержень представляет собою трубку эндоплазматического ретикулума (Kollmann u. Schumacher, 1962; Frey-Wyssling и др., 1964; Dolzmann, 1965; Wardrop, 1965; López-Sáez и др., 1966). В более ранних работах Бюва (Buvat, 1957, 1958, 1960) была высказана мысль о существовании непрерывного перехода эндоплазматического ретикулума («каналов эргастоплазмы», по выражению автора) из одной клетки в другую через плазмодесмы; позднее Бюва более осторожно оценивает результаты своих исследований, считая, что непрерывность ретикулума проявляется не всегда. Дольцман (Dolzmann, 1965), считающий несомненным прохождение трубок ретикулума через плазмодесмы, полагает, что только счастливый случай способствует получению доказательств, так как нужны идеальные срезы, очень тонкие и совершенно параллельные ходу трубки эндоплазматического ретикулума, чтобы показать, что внутрицистерновое пространство элементов ретикулума двух соседних клеток соединено через плазмодесмы. Материал самого автора свидетельствует об этом убедительно. Уордроп (Wardrop, 1965) показывает, что тяжи в плазмодесменном канале между клетками лучевой паренхимы в стебле *Acacia* и *Eucalyptus* являются расширениями элементов эндоплазматического ретикулума, однако в плазмодесмах между клетками волокон и лучевой паренхимы непрерывность ретикулума не установлена.

Многие авторы, не утверждая идентичности центрального стержня с трубкой ретикулума, все же говорят о тесной связи эндоплазматического ретикулума и плазмодесм и о наличии комплекса ретикулум/плазмодесмы (Falk u. Sitte, 1963; Wooding a. Northcote, 1965; O'Brien a. Thimann, 1967; Kollmann u. Dörr, 1969; Shih a. Currier, 1969).

По другому представлению, центральный стержень плазмодесмы более сходен с нитью веретена деления, задержавшейся здесь при образовании клеточной пластинки (O'Brien a. Thimann, 1967; Robards, 1968). Однако имеющийся в литературе материал по образованию клеточной пластинки в телофазе дает скорее возможность говорить о ретикулярном происхождении центрального стержня. Так, Портер и Мачадо (Porter a. Machado, 1960) считают, что местоположение плазмодесм в будущей клеточной стенке определяется в телофазе: места пересечения срединной пластинки трубчатыми элементами ретикулума становятся позже плазмодесмами, а сами трубчатые элементы задерживаются в клеточной стенке. Сходные данные получены и другими исследователями (Whaley и др., 1960; Frey-Wyssling и др., 1964; Hepler a. Newcomb, 1967).

Тем не менее Робардс (Robards, 1968) подвергает серьезной критике данные об идентичности центрального стержня трубчатому элементу эндоплазматического ретикулума. Предметом его критики является, в частности, схема структуры плазмодесм, предложенная Лопе-Зейцем с соавторами (López-Záez и др., 1966). Размеры, приводимые для предполагаемой трубочки ретикулума, меньше крайних размеров, в которых может существовать элементарная мембрана. Невозможно также, по мнению Робардса, чтобы внутренний слой мембраны эндоплазматического ретикулума оказался центральным стержнем не только из-за несоответствия в размерах, но и по некоторым другим соображениям. Так, трудно представить, чтобы полярные гидрофильные группы в липидном или липопротеидном комплексе были ориентированы к центру. По мнению Робардса, результаты работы Лопе-Зейца с сотрудниками объясняются использованием перманганатной фиксации, которая не сохраняет микротрубочки и не может выявить отдельные трубчатые структуры внутри канала плазмодесм. На основании полученных при высоких разрешениях микроскопа микрофотографий и использования новой техники исследования Робардс дает свою интерпретацию структуры плазмодесм. Внутри выстланного плазмалеммой канала имеется трубочка диаметром около 200 Å, содержащая центральный стержень с диаметром 40—50 Å. Поперечное сечение трубочки, обозначенной автором как десмотрубочка, обнаруживает в ее стенке наличие субъединиц (в числе 11). Автор подчеркивает сходство этих структурных единиц десмотрубочки с цитоплазматическими микротрубочками и фибриллами ядерного веретена. Электронноплотный центральный стержень, в котором не выявляется каких-либо структур, прикреплен к десмотрубочке тонкими нитями.

Такая схема имеет сходство со схемой Дольцмана (1965), который считает, что центральный стержень (по его данным, — трубка ретикулума) прикрепляется к наружному слою канала плазмодесмы звездообразными электронноплотными структурами и создается впечатление, что трубка ретикулума висит как на спицах внутри плазмодесменного канала.

Важной деталью в схеме Робардса является указание, что на концах плазмодесм десмотрубочки имеют тесный контакт с плазмалеммой, и щель между десмотрубочкой и плазмалеммой, выстилающей канал плазмодесм, оказывается плотно закупоренной. Таким образом, получается, что плазмодесмы обеспечивают непрерывность цитоплазматических мембран соседних клеток, но не обеспечивают непрерывности гиалоплазмы.[1]

---

[1] В недавно опубликованной работе (1971) автор пересматривает прежнюю схему структуры плазмодесм и предлагает новый вариант схемы, по которой эндоплазматический ретикулум непрерывен с десмотрубочкой модифицированной формы, а «закупоренность» щели между десмотрубочкой и плазмалеммой не обязательна.

Мы не получили новых данных о тонкой структуре внутреннего содержимого канала плазмодесмы. Однако ряд фотографий продольных и поперечных срезов плазмодесм, на которых внутри плазмодесменной трубки выявляется более светлая периферическая зона и очень плотный высококонтрастный центральный стержень (табл. II *4, 6*), мы интерпретировали как соответствующие схеме Лопе-Зейца. Вместе с тем необходимо подчеркнуть, что часто центральный стержень вообще не выявляется и вся плазмодесма кажется равномерно элекронноплотной, что особенно характерно для плазмодесм меристематических клеток. Возможность получения таких срезов дает, по нашему мнению, основание сомневаться в том, что канал плазмодесмы всегда плотно закупорен благодаря контакту плазмалеммы и краев десмотрубочки.

Мы не получили прямых доказательств непрерывного следования элементов эндоплазматического ретикулума через плазмодесмы, однако на очень многих фотографиях наблюдается вхождение элементов эндоплазматического ретикулума в канал плазмодесм. Это согласуется с наблюдениями некоторых других исследователей. По данным А. Е. Васильева (1969), центральный стержень плазмодесмы находится, как правило, в прямом контакте с элементом ретикулума, приуроченным к периферии обеих связываемых плазмодесмой клеток. Мы разделяем также точку зрения А. Е. Васильева, считающего, что центральный стержень является модифицированным тяжом ретикулума.

В целом вопрос о тонкой структуре плазмодесм требует дальнейшего изучения. В связи с наличием противоречий в интерпретации тонкой структуры плазмодесм оценка роли плазмодесм в транспорте веществ по симпласту в настоящее время представляется затруднительной.

Если каналы плазмодесм действительно закупорены в результате контакта плазмалеммы и десмотрубочек, то надо признать, что плазмалемма остается единственным путем межклеточного транспорта и таким образом плазмодесмы составляют лишь пути для так называемой «поверхностной» миграции ионов вдоль плазмалеммы от клетки к клетке (O'Brien a. Thimann, 1967; Helder a. Boerma, 1969). При этом трубочки должны составить серию барьеров для транспорта от клетки к клетке, и вещества, попавшие в цистерны эндоплазматического ретикулума, оказываются изолированными (Helder a. Boerma, 1969).

Движение веществ от клетки к клетке по плазмалемме, очевидно, должно быть связано с прямым участием в этом процессе активных механизмов транспорта, приуроченных к мембранам (Hall, 1969). И с этой точки зрения прежняя схема структуры плазмодесм Робардса вступает в противоречие со многими экспериментальными данными, приводящими к представлению о пассивном характере симпластического транспорта.

Если допустить, что между центральным стержнем и плазмалеммой находится щель, свободно сообщающаяся с цитоплазмой клетки, то роль плазмодесм как пути транспорта веществ мыслится совершенно иначе. Тири (Tyree, 1970), делая допущение о том, что каналы плазмодесм заполнены цитоплазмой, сходной с цитоплазмой клетки, но свободной от крупных органелл и, возможно, менее вязкой, обсуждает вопрос о физических границах симпласта на основе термодинамики необратимых процессов и классической теории скоростей. Согласно заключению этого автора, плазмодесмы составляют пути наименьшего сопротивления для транспорта мелких ионов и неэлектролитов. Основным механизмом транспорта через поры плазмодесм является диффузия. Такое заключение подтверждает правильность теории симпласта, развиваемой Крафтсом и Бройером (Crafts a. Broyer, 1938) и утвержденной многочисленными работами Арица и его школы (Arisz, 1969 и более ранние работы с 1945 г.). В работах Арица симпластический транспорт доказывается для многих ионов, некоторых аминокислот, органических кислот и сахаров. Основным доводом в пользу гипотезы о пассивной природе симпластического транспорта веществ является установленный исследованиями Арица

факт, что движение ионов от клетки к клетке не зависит от процесса мембранного транспорта, поскольку это передвижение веществ не останавливается при применении ингибиторов метаболических процессов. Таким образом, это движение веществ от клетки к клетке не является процессом активного прохода через мембрану.

Теорию симпластического транспорта развивают также работы других исследователей проблемы передвижения веществ в тканях растений (Klepper a. Greenway, 1968; Raalte a. Helder, 1968; Kollmann u. Dörr, 1969; Jarvis a. House, 1970, и др.).

Относительно механизма симпластического транспорта Ариц заключает, что он должен быть пассивной природы, но одновременно тесным образом связан с метаболическими процессами, за счет которых создается градиент концентрации веществ в симпласте. Различия в концентрациях веществ в симпласте возникают не только за счет поглощения веществ из наружного раствора. Перепад концентраций может также возникать между местами синтеза и потребления внутри симпласта, а также благодаря тому, что ионы могут проникать метаболически в вакуоли. Эти положения теории Арица, высказанные на основании серии экспериментальных работ, поддерживает Люттге (Lüttge, 1969). По мненнию Люттге, симпластический транспорт имеет пассивную природу, но тесно связан с активными процессами, происходящими в цитоплазменных структурах. Скорость симпластического транспорта, по данным Арица, 2—4.4 см/час. Сходные цифры получены другими исследователями (Webb a. Gorham, 1965). По данным Питмана (Pitman, 1965; Lüttge, 1969), транспорт Na и K в цитоплазме клеток корня ржи происходит быстрее, чем диффузия в свободном пространстве. Ариц и Вирзема (Arisz a. Wiersema, 1966) пытаются объяснить высокую скорость симпластического транспорта эффектом движения цитоплазмы, хотя было показано, что при остановке видимого тока цитоплазмы движение по симпласту продолжается (Kamiya, 1959). Высказывается предположение о возможной роли эндоплазматического ретикулума в симпластическом транспорте веществ, если в действительности ретикулум проходит от клетки к клетке через плазмодесмы.

В целом вопрос о роли плазмодесм в симпластическом транспорте веществ по корню и его механизмах еще требует дополнительных исследований, особенно в связи с новыми данными о тонкой структуре плазмодесменного канала.

В заключение выражаю глубокую благодарность моему руководителю М. Ф. Даниловой за предложенную тему исследования и всестороннюю помощь при выполнении исследования и написании данной работы.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев А. Е. (1969). Строение плазмодесм. Тезисы докладов VII Всесоюзной конференции по электронной микроскопии. — Arisz W. H. (1969). Intercellular polar transport and the role of the plasmodesmata in coleoptiles of *Vallisneria* leaves. Acta Bot. Neerl., 18, 1. — Arisz W. H., R. I. Helder a.Van Nie. (1961). Analysis of the exudation process in tomato plants. J. Exp. Bot., 2, 6. — Arisz W. H. a. E. P. Wiersema. (1966). Symplasmatic long distance transport in *Vallisneria* plants investigated by means of autoradiograms. Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, ser. C, 69, 2. — Buvat R. (1957). L'infrastructure des plasmodesmes et la continuité des cytoplasmes. C. R. Acad. Sci. Paris, 245, 2. — Buvat R. (1958). Recherches sur les infrastructures du cytoplasme dans les cellules du méristème apical, des ébauches foliaires et des feuilles développées d'*Elodea canadensis*. Ann. Sci. Nat. Bot., 11 ser. 19, 1. — Buvat R. (1960). L'infrastructure des plasmodesmes dans les cellules parenchymateuses des cordons conducteures jeunes de *Cucurbita pepo* L. C. R. Acad. Sci. Paris, 250, 1. — Buvat R. (1963). Electron microscopy of plant protoplasm. Inter. Rev. Cytol., 14. — Clarkson D. T., A. W. Robards a. J. Sanderson. (1971). The tertiary endodermis in barley roots: fine structure in relation to radial transport of ions and water. Planta, 96, 4. — Crafts A. S. a. T. C. Broyer. (1938). Migration of salts and water into xylem of the roots of higher plants. Amer. J. Bot., 25, 7. — Cronshaw J. (1965). Cytoplasmic fine structure and cell woll development in differentiating xylem elements. In: Cellular ultrastructure of woody plants. — Dolzmann P. (1965). Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Saughaaren

von *Tillandsia usneoides*. II. Einige Beobachtungen zur Feinstruktur der Plasmodesmen. Planta, 64, 1—2. — Esau K. a. V. I. Cheadle. (1965). Cytologic studies on phloem. Univ. Calif. Pub. Bot., 36. — Falk H. u. P. Sitte. (1963). Zellfeinbau bei Plasmolyse. I. Der Feinbau der Elodees-Blattzellen. Protoplasma, 57, 1—4. — Frey-Wyssling A., J. F. López-Sáez a. K. Mühlethaler. (1964). Formation and development of the cell plate. J. Ultrastr. Res., 10, 5. — Hall J. L. (1969). Localization of cell surface adenosine triphosphatase activity in maize roots. Planta, 85, 1. — Helder R. I. a. I. Boerma. (1969). An electron-microscopical study of the plasmodesmata in the roots of young barley seedlings. Acta Bot. Neerl., 18, 1. — Hepler P. K. a. E. H. Newcomb. (1967). Fine structure of cell plate formation in the apical meristem of Phaseolus roots. J. Ultrastr. Res., 19, 5, — Jarvis P. a. C. R. House. (1970). Evidence for symplasmic ion transport in maize roots. J. Exper. Bot., 21, 66. — Juniper B. E. (1963). Origin of plasmodesmata between sister cells of the root tips of barley and maize. J. Roy. Microscop. Soc., 82, 2. — Juniper B. E. a. P. W. Barlow. (1969). The distribution of plasmodesmata in the root tip of maize. Planta, 89, 4. — Kamiya N. (1959). Protoplasmic streaming. Protoplasmatologia, 8. — Klepper B. a. H. Greenway. (1968). Effects of water stress on phosphorus transport to the xylem. Planta, 80, 2. — Kollmann R. u. I. Dörr. (1969). Strukturelle Grundlagen des zwischenzelligen Stoffaustausches. Ber. Deutsch. Botan. Ges., 82, 5—6. — Kollmann R. u. W. Schumacher. (1962). Über die Feinstruktur des Phloems von *Metasequoia glyptostroboides* und seine jahreszeitlichen Veränderungen. II Mitt. Vergleichende Untersuchungen der plasmatischen Verbindungsbrücken in Phloemparenchymzellen und Siebzellen. Planta, 58, 4. — Kollmann R. u. W. Schumacher. (1963). IV Mitt. Weitere Beobachtungen zum Feinbau der Plasmabrücken in den Siebzellen. Planta, 60, 4. — Krull R. (1960). Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Plasmodesmen im Rindenparenchym von *Viscum album*. Planta, 55, 6. — López-Sáez J. F., G. Giménez-Martín a. M. C. Risueño. (1966). Fine structure of the plasmodesm. Protoplasma, 61, 1—2. — Lüttge U. (1969). Aktiver transport (Kurzstreckentransport bei Pflanzen). Protoplasmatologia, VIII, 7. — Meeuse A. D. I. (1957). Plasmodesmata (Vegetable Kingdom). Protoplasmatologia, 2. — O'Brien T. P. a. K. V. Thimann. (1967). Observations on the fine structure of the oat coleoptile. II. The parenchyma cells of the apex. Protoplasma, 63, 4. — Porter K. R. a. R. D. Machado. (1960). Studies on the endoplasmic reticulum. IV. Its form and distribution during mitosis in cells of onion root tip. J. biophys. biochem, cytol., 7, 1. — Raalte M. H. a. R. J. Helder. (1968). The bleeding sap of plants. Endeavour, 28, 103. — Robards A. W. (1968). A new interpretation of plasmodesmatal ultrastructure. Planta, 82, 3. — Robards A. W. (1971). The ultrastructure of plasmodesmata. Protoplasma, 72, 3. — Shih C. Y. a. H. B. Currier. (1969). Fine structure of phloem cells in relation to translocation in the cotton seedling. Amer. J. Bot., 56, 4. — Strugger S. (1957). Elektronenmikroskopische Beobachtungen an den Plasmodesmen des Urmeristems der Wurzelspitze von *Allium cepa*, ein Beitrag zur Kritik der Fixation und zur Beurteilung elektronenmikroskopischer Grossenangaben. Protoplasma, 48, 3. — Tyree M. T. (1970). The symplast concept. A general theory of symplastic transport according to the thermodynamic of irreversible processes. J. Theor. Biol., 26, 2. — Wardrop A. B. (1965). Cellular differentiation in xylem. In: Cellular ultrastructure of woody plants. — Webb J. A. a. P. R. Gorham. (1965). Radial movement of C^{14} — translocates from squash phloem. Canad. J. Bot., 43, 1. — Whaley W. G., H. H. Mollenhauer a. J. H. Leech. (1960). The ultrastructure of the meristematic cell. Amer. J. Bot., 47, 6. — Wooding F. B. P. a. D. H. Northcote. (1965). The fine structure and development of the companion cell of the phloem of *Acer pseudoplatanus*. J. Cell Biol., 24, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 1 XII 1971).

SUMMARY

Electron microscopic investigation of cells from endodermis and neighbouring tissues — the pericycle and cortical parenchyma — has shown the presence of plasmodesms connecting cells with each other in all tissues studied in all root zones. The presence of plasmodesms in radial walls of endoderm cells in the root hair's zone has been demonstrated, as well as in the proendodermis, where plasmodesms in radial walls occur equally often in radial and in tangential walls. Thus symplastic ion transport from external surroundings to the central cylinder of root can take place through the endodermis, as well as the transport of substances from one cell to another along the root axis. The most typical structure of plasmodesms in meristematic and differentiated cells is shown. Constant contacts of endoplasmic reticulum elements with plasmodesms are shown, which agrees with the hypotesis about the transition of reticulum traces from one cell into another inside the canal of plasmodesm. The role of plasmodesms in symplastic transport is discussed in connection with disagreements in interpretation of the plasmodesm's ultrastructure.

УДК 581.526.33 : 551.337

И. Д. Богдановская-Гиенэф

О БОЛОТАХ ПЛЕЙСТОЦЕНА [1]

Y. D. BOGDANOVSKAIA-GUIHÉNEUF. ON THE BOGS OF PLEISTOCENE

Известно, что межледниковые болота были евтрофны и большинство их образовалось путем зарастания водоемов. Немногочисленные литературные данные о торфяных отложениях трех межледниковых эпох показывают, что состав флоры плейстоценовых болот был близок к современному. Плейстоценовая болотная флора представляла смешение видоизмененных обитателей лесных болот плиоцена и новых видов, пришедших из других местообитаний и приспособившихся к условиям жизни на болотах. Вопрос о существовании в межледниковые эпохи настоящих верховых сфагновых болот является дискуссионным, так как отсутствуют точные данные о видовом составе сфагнумов и в исследованных торфяниках.

Занимаясь вопросом происхождения болотной флоры, мы обратились к имеющимся данным по межледниковым торфяникам в надежде, что они прольют некоторый свет на историю возникновения и развития флоры. Однако когда мы стали внимательно знакомиться с литературой по межледниковым торфяным отложениям, то оказалось, что хотя этим отложениям посвящены многочисленные работы и их изучением занималось немало известных ученых, но из них можно лишь очень мало почерпнуть для выяснения истории развития болотной флоры во время ледниковых эпох. Более того, из них можно очень немногое узнать и для выяснения хода развития и особенностей торфяников во время межледниковых эпох.

Объясняется это тем, что изучалась преимущественно стратиграфия межледниковых торфяников, для чего торфы подвергались главным образом пыльцевому и карпологическому анализам; в большинстве случаев стремились установить, действительно ли данные торфы являются межледниковыми. Для этого требовались пыльцевые диаграммы и для большей верности нахождение макроскопических остатков (большей частью семян и плодов руководящих теплолюбивых видов растений). Полученные таким образом материалы помимо стратиграфического критерия давали возможность восстановить ход изменения климата и развития лесов во время межледниковых эпох. В итоге была получена довольно полная картина этих изменений во время разных межледниковий, главным образом во время предпоследней и особенно последней межледниковых эпох.

---

[1] Рукопись покойной И. Д. Богдановской-Гиенэф была подготовлена к печати Т. Г. Абрамовой и Е. А. Галкиной и представлена к опубликованию секцией болотоведения Всесоюзного ботанического общества. В сопроводительном письме отмечалось: «Работа Ивонны Донатовны „О болотах плейстоцена" была зачитана на очередном заседании секции Болотоведения ВБО, состоявшемся 2 марта 1971 г. Присутствующими было высказано мнение, что статья И. Д. Богдановской-Гиенэф, начатая ею, по-видимому, еще в предвоенные годы (1939—1941) и законченная в послевоенный период (1945—1947) до сих пор не потеряла своего научного значения. Сведения о болотной флоре плейстоцена и в настоящее время по-прежнему скудны. Работа эта интересна еще и тем, что носит до некоторой степени методический характер. Она содержит ряд ценных высказываний и размышлений одного из крупнейших болотоведов нашей страны».

Редакция.

Мы предполагаем, что изучение самих торфяных отложений многое прибавило бы к полученной картине. В самом деле, болота представляют важный элемент ландшафта лесной зоны, в особенности подзоны хвойных лесов. Сохраняя в своих недрах остатки прошлой растительности, они дают возможность документально устанавливать вековые смены растительности, которые, так же как и смены лесной растительности, отражают изменения климата. Изучение межледниковых болот самих по себе может дать, таким образом, много ценного для палеогеографии и реконструкции плейстоценовых ландшафтов. Помимо этого, подробные данные о составе торфов, иначе говоря о составе и изменении болотной флоры и растительности, явились бы ценным материалом для ботанической географии, в особенности для исторической и для самого болотоведения.

Разумеется, было бы очень интересно установить закономерности развития межледниковых болот, сравнить их с закономерностями развития болот послеледникового времени. Но этих-то данных о составе торфов часто и нет или они очень неполны. Нередко указывается только, что торф гипновый, сфагновый или просто моховой, или осоковый, или лесной; каков же видовой состав торфообразователей, остается неизвестным. Иногда перечисляются и встречающиеся виды, но без указания количественных соотношений между ними; особенно плохо дело обстоит со сфагнами. Даже в наиболее монументальных монографиях (Jessen a. Milthers, 1928; Piech, 1930) сфагны большей частью указаны как *Sphagnum* sp. В связи с этим нет ответа на один из основных вопросов изучения болот — существовали ли верховые болота во время межледниковых эпох или они впервые образовались в послеледниковое время?

Как ни скудны данные о составе ископаемой болотной флоры, они все же достаточны для того, чтобы показать, что уже в плейстоцене состав болотной флоры был в основном такой же, как и в голоцене; имеются данные, пусть даже и неполные, о болотной флоре последних трех межледниковых эпох. Наименьшее количество данных, как и можно было ожидать, имеется для наиболее древней из этих трех эпох, которую у нас принято обозначать как Гюнц-Миндель и которую Гамс (Gams, 1932, 1935) называет Кромерской или, короче, «С». К этой эпохе относятся известные отложения в Кромере (южная Англия), которые, собственно, не являются болотными и частично носят аллохтонный характер; они наряду с многочисленными остатками лесных растений содержат остатки и болотных видов, таких как *Eriophorum vaginatum, Menyanthes trifoliata, Comarum palustre, Oxycoccus palustris, Andromeda polifolia* и др. Во время этой же эпохи «С» были отложены торфяные слои и в Ионсбахе (Шлезвия) и в Люнебургской пустоши, хотя большинство межледниковых органических отложений в этом районе являются озерными седиментами. Наконец, к Кромерской же эпохе относят торфы в Ерцгебирге, торфы, в которых найдены остатки *Picea omorikoides*. Насколько нам известно, в СССР не найдено болотных отложений этого возраста.

Согласно Гамсу (1932, 1935) и другим западноевропейским ученым, первая межледниковая эпоха была менее длительна, чем последующие, и характеризовалась менее теплым климатом. Вероятно, с этим обстоятельством связано то, что в лесах преобладали хвойные породы, хотя еще и встречались некоторые более теплолюбивые виды, впоследствии исчезнувшие в Европе, например *Magnolia kobus, Pterocarya*. Но в то время как лесная флора по своему составу и соотношению видов довольно резко отличалась от современной, болотная флора состояла из видов, встречающихся и в настоящее время. Торфы носили преимущественно низинный характер, преобладали гипновые торфы, но некоторые из них содержали и олиготрофные элементы; так в Люнебургских торфах, описанных Вебером (Weber, 1917), встречались остатки *Calluna vulgaris, Andromeda polifolia, Eriophorum vaginatum, Empetrum nigrum, Betula nana*. Это все виды олиготрофные по существу, но менее олиготрофные по местообитаниям, в которых они встречаются на сов-

ременных болотах. На наших олиготрофных сфагновых, или верховых, болотах, они несомненно угнетены чрезмерной бедностью субстрата и достигают гораздо лучшего развития при некотором, хотя и небольшом его обогащении; торфы, встреченные около Люнебурга, могли заметно отличаться от наших олиготрофных сфагновых торфов.

Торфяные отложения, известные для двух последующих межледниковых эпох, более многочисленны; особенно много обнаружено ископаемых торфяников для предпоследней межледниковой эпохи «Д»-Masovien I (между Saxonian и Polonian). Для миндель-рисса в Советском Союзе известное Лихвинское отложение, хотя оно и озерного характера, дает все же некоторые указания на состав водно-болотной флоры — *Phragmites, Carex pseudocyperus, C. rostrata, C. riparia.* Гораздо более богаты наши сведения о болотах последнего межледниковья (эпоха «Е»). К этой эпохе относят несколько ископаемых торфяников Польши, как например Дзбанки, Щерков; затем слои датских отложений типа Herning, ниже среднего субарктического слоя; среди них, например, Nörbolling, в которых сфагновый слой над гиттией соответствует верхней фазе хвойных лесов с сосной, елью и березой, *Calluna vulgaris, Eriophorum vaginatum.*

Подытоживая сказанное, можно сделать вывод, что состав болотной флоры в плейстоцене был очень близок к современному. Преобладали виды, характерные для теплых межледниковых эпох, исчезнувшие в Европе и собственно не болотные, а водные, такие как *Aldrovanda, Brasenia* или *Stratiotes*, в послеледниковое время обычно не плодоносящий. В. Н. Сукачев (1936, 1938) давно пришел к выводу, что «к началу плейстоцена флора СССР сделалась в основном сходной с современной».

Возникает вопрос, когда и каким путем сформировалась плейстоценовая болотная флора, очень резко отличающаяся от плиоценовой. Плиоценовые торфяники были покрыты лесной растительностью и торфы, которые отлагались этой растительностью, были лесными. Все известные третичные, в том числе плиоценовые гумусовые угли, т. е. продукты превращения торфов, состоят из более или менее измененных остатков лесной растительности. Впервые, по-видимому, в истории земного шара стали откладываться на плейстоценовых болотах травяные и моховые торфы — отложения ранее не существовавших растительных группировок. Эта резкая смена растительности объясняется, очевидно, гибелью в плиоцене тепло- и влаголюбивых лесных пород и ослаблением роли тех, которые выжили. Вместе с тем не выработалось новых форм древесных пород, способных играть господствующую роль в условиях болот при изменившемся климате. Болотные виды нижних ярусов — травяные растения и мхи — оказались лишенными лесного полога. Таким образом, к изменению термических условий присоединилось глубокое изменение биотической среды. Этот процесс привел к вымиранию многих видов, лишь немногие путем более или менее глубоких изменений смогли приспособиться к новым условиям. Эти виды и вошли в состав плейстоценовой болотной флоры, к ним присоединились многие новые виды, спустившиеся с гор или пришедшие из умеренно холодных частей Северной Америки и главным образом из Восточной Азии. Из смешения элементов разного происхождения, пришедших из разных местообитаний с немногими более или менее измененными обитателями болот, и возникла новая плейстоценовая болотная флора (Богдановская-Гиенэф, 1946).

Общее свойство всех этих видов, слагавших формирующуюся плейстоценовую флору болот, — их более или менее резко выраженная влаголюбивость в широком смысле слова. Одни произошли из умеренно теплолюбивых форм, другие же из видов, которые уже успели приобрести холодостойкость в горных условиях. Берега рек и озер, леса и горы дали главную массу видов, к которым присоединились некоторые виды с песчаных территорий. Образование послетретичной болотной флоры произошло, таким образом, не путем бурного процесса видообразования,

начавшегося на грани плиоцена и плейстоцена и продолжавшегося в плейстоцене, а путем аггрегации видов, принадлежавших к разным флорогенетическим комплексам и перешедших на болота из очень различных местообитаний (Богдановская-Гиенэф, 1946). Даже существование на болотах экологически близких видов одного и того же рода — осоки или сфагнума — является в большой мере следствием сосредоточения на болотах видов экологически сходных, хотя и различного происхождения, но не результатом эколого-морфологической дифференциации на болотах этих двух родов. Процесс этот начался задолго до плейстоцена, что, в частности, подтверждается фактом биполярного распределения многих близких форм. Так рисуется в общих чертах картина возникновения болотной флоры в плейстоцене.

Если мы обратимся снова к межледниковым болотам и попытаемся выяснить их типологию, то окажется, как уже отмечалось выше, что большинство их евтрофны и имеют озерное происхождение. В этом отношении наблюдается сходство с послеледниковыми торфяниками. Очень интересно, что в Ютландии и частично в северной Германии, согласно исследованиям, проведенным еще в 20-х годах (Jessen, Milthers, 1928), намечается различие в типе отложения седиментов в озерных бассейнах в разные межледниковые эпохи. Во время межледниковой эпохи «С», т. е. Гюнц-Миндель, которую эти авторы рассматривают как предпоследнюю (у них не вполне четко разграничены отложения последних двух межледниковий, т. е. «Д» и «Е»), откладывались преимущественно известковистые седименты, иногда переходящие в верхних частях в диатомиты, или же вся толща их состояла из диатомитов. Этот тип хорошо соответствует характеру межледниковой эпохи, которая, по мнению многих авторов, характеризовалась относительно низкими температурами. Переход от водных отложений к торфяным выявляется относительно редко. Во время же последней межледниковой эпохи водные отложения большей частью представлены илами более темного цвета вследствие отсутствия карбонатов и присутствия гумуса. По мнению упомянутых авторов, нередко в верхней части илы переходят в торфы олиготрофного характера. Следует отметить, что торфы, прикрывающие илы, часто действительно сфагновые. Это, конечно, свидетельствует о различном составе грунтов, отложенных ледником во время разных оледенений, и в свою очередь может быть связано с различным происхождением ледникового материала. Кроме того, во время более холодной Кромерской межледниковой эпохи вымывание карбонатов должно было происходить более энергично, так как количество растворенного CO_2 бывает большим при низких температурах. Наиболее распространены в нижних слоях торфяников, в слоях, залегающих над озерными илами, гипновые торфы. Состав этих торфов различен на разных болотах; он меняется в зависимости от времени их отложения. Так, в торфянике Дзбанки, датированном миндель-рисс или Masovien I, зарастание водоема и образование гипнового торфа относятся к концу эпохи, когда широколиственные леса сменились хвойными (еловыми), т. е. после климатического оптимума. Подробного видового состава торфов Пич (Piech, 1930), описавший отложения торфяника Дзбанки, не дает, но приведенные им виды, игравшие господствующую роль, носят субарктический характер, это *Drepanocladus revolvens* и *Hydrohypnum polare*. К ним примешиваются сфагнумы, очевидно, низинной группы, но они не определены до вида. Совместно с ними встречаются осоки, также точно не определенные, пушица дернистая, березка карликовая.

Зарастание водоема гипновыми мхами в межледниковом торфянике у Немыкары (в 30 км от Смоленска), согласно прекрасным материалам В. С. Доктуровского (1935), носило иной характер. Торфяник образовался не в предпоследней («Д»), как было у Дзбанки, а во время последней межледниковой эпохи («Е»); зарастание началось во время фазы межледниковой эпохи, соответствующей бореальной фазе послеледникового времени. Главный торфообразователь — *Drepanocladus ver-*

nicosus — вид, растущий в умеренно жесткой воде. Водоем, как и другие наши озера, претерпел колебания уровня, вследствие чего нижние торфы прикрываются гиттией. Выше, во время максимума смешанного дубового леса и орешника, откладывались шейхцериевые и тростниково-шейхцериевые торфы, в которых были найдены семена *Brasenia*, попадающиеся и в гиттии, и *Carex caespitosa*. Эти торфы сменяются гипновыми торфами с преобладанием *Calliergon trifarium* — вида, широко распространенного в субарктических слоях послеледниковых болот; это вид очень древний, судя по его морфологическому и биологическому «несовершенству», в настоящее время вымирающий. Он обладает, по-видимому, очень широкой экологической амплитудой по отношению к температурному фактору. Гипновые торфы с *Calliergon trifarium* отложились во время уменьшения роли смешанно-дубового леса, но в еще достаточно теплое время, соответствующее максимуму граба.

Таким образом, гипновые торфы в этом торфянике откладывались во время межледникового климатического оптимума. После заноса торфяника глинистыми отложениями может быть аллювиального происхождения, гипновые торфы из видов *Drepanocladus* быстро сменились сфагновыми торфами низинного и переходного характера. Только в верхних слоях господствовали олиготрофные виды сфагнумов *Sph. magellanicum* и *Sph. fuscum*.

Кроме гипновых торфов, в отложениях последней межледниковой эпохи довольно часто встречаются лесные торфа, содержащие остатки сосны, ели, ольхи, березы, а также примесь низинных сфагнумов. Не знаю, насколько правилен этот вывод, но от просмотра опубликованных материалов создается впечатление, что во время двух последних межледниковых эпох наибольшее распространение имели именно гипновые и лесные торфы. Травяные торфы, такие как тростниковый и осоковый, столь обычные в послеледниковых торфяниках, если и встречались, то значительно реже. Возникает вопрос, существовали ли в межледниковых эпохах «Д» и «Е», т. е. миндель-рисс и рисс-вюрм (Masovien I и II), олиготрофно-сфагновые или верховые болота, или мощные пласты олиготрофно-сфагнового торфа начали откладываться только в послеледниковое время? Дать вполне определенный ответ на этот вопрос нельзя, во-первых, уже потому, что имеющиеся определения состава сфагновых торфов недостаточно для этого точны. Судя по материалам советских авторов, в этом отношении наиболее удовлетворительным, почти все сфагновые торфы встречаются только в верхнем слое Немыкарского болота (Доктуровский, 1935), где мощность их достигает 36 см; мощность небольшая, даже при учете усадки их вследствие давления вышележащей минеральной толщи. Торфы эти не вполне олиготрофны, потому что в них имеется примесь (до 10—15%) низинных видов сфагнумов. Они представляют отложения довольно поздней фазы межледникового периода, фазы сосновых лесов с примесью ели и березы; фаза эта, по мнению Г. А. Благовещенского (1946), непосредственно предшествует фазе тундр.

Что касается зарубежных межледниковых торфяников преимущественно последней эпохи, то четких данных о них также мало. В двух ютландских торфяниках (Jessen a. Milthers, 1928), а именно Duedam I и Over Gestrup, мы видим довольно мощную толщу спрессованного сфагнового торфа, несомненно залегающего in situ. В первом из них мощность сфагнового торфа — 2.20 м, залегает он непосредственно на сапропеле и погребен под минеральным наносом; во втором мощность сфагнового торфа, большей частью хорошо разложившегося, достигает почти 3 м (2.90 м); он прикрыт небольшим слоем бурого водного ила, выше которого залегает глина. Для первого торфяника (Duedam I) нет данных о видах сфагнумов; нахождение обильных орешков *Carex rostrata* указывает на низинный или переходный характер торфа. Семена *Andromeda*, показателя олиготрофности болота, найдены только в самом верхнем слое. Что касается торфяника Over Gestrup, то, видимо, верхние

слои его довольно мощной торфяной толщи имели олиготрофный характер. К этому заключению мы приходим на основании нахождения в них *Sph. papillosum;* в нижних слоях евтрофный — *Sph. palustre, Andromeda, Calluna, Betula nana*, возможно и *Eriophorum vaginatum*, *Empetrum nigrum*. Таким образом, здесь хорошо представлены обычные обитатели олиготрофных сфагновых болот. Нахождение *Sph. papillosum*, а не *Sph. magellanicum* или *Sph. fuscum* вполне естественно при океаническом климате Ютландии.

Среди северогерманских торфяников обращает на себя внимание болото Komstadt I, в котором слой сфагнового торфа занимает приблизительно такое же положение, как и в Duedam I, а именно он залегает между минерализованными озерными илами, снизу песчаными, сверху глинистыми; от нижнего ила слой отделен в более глубокой части слоем сфагново-гипнового торфа мощностью в 50 см. Как и в болоте Over Gestrup, сфагнуму определенного вида сопутствуют олиготрофные кустарнички (*Andromeda polifolia, Calluna, Betula nana,* возможно, *Empetrum nigrum*).

Из этих данных можно сделать предварительный вывод, что по крайней мере во время последней межледниковой эпохи началось образование сфагновых олиготрофных болот, но они как будто не достигали ни того широкого распространения, ни той большой мощности, которые так характерны для послеледникового времени. Возможно, что начало их образования надо отнести к гораздо более раннему периоду, а именно к гюнц—миндель, к межледниковой эпохе «С».

Чем же объяснить относительно слабое развитие верховых болот во время последнего межледниковья? Прежде всего следует отнестись с большой осторожностью к этому выводу. В самом деле, больше всего шансов сохраниться имели небольшие торфяники, которые были расположены во впадинах рельефа. Торфяные отложения легче могли при таких условиях быть погребенными под минеральными наносами при явлении солифлюкции или надвигания ледника. Торфяники крупных размеров, которые могли находиться на плоских водоразделах или в междуречьях, должны были быть неминуемо «стерты с лица Земли», снесены при надвигании ледника, тем более, что при таких условиях погребение сползающими с окрестностей минеральными массами не могло иметь места. Но маленькие болота и в послеледниковое время скорее всего должны были пребывать в низинной стадии нежели крупные массивы, так как влияние минеральных берегов и их грунтовых вод здесь сказывается дольше всего. Исключение составляют только небольшие болота, расположенные в понижениях среди бедных песков. С другой стороны, больше всего шансов быть вскрытыми эрозией и вообще быть обнаруженными имеют болота, находящиеся в более или менее значительных депрессиях (например, ютландские болота). Но опять-таки, болота, развивающиеся в крупных понижениях, дольше сохраняют евтрофный характер (Богдановская-Гиенэф, 1946).

Таким образом, значительное распространение низинных болот и малое распространение и даже отсутствие олиготрофных сфагновых болот может оказаться только кажущимся вследствие определенных условий погребения и вскрытия этих межледниковых болот. Кроме того, низинными часто являются нижние слои; олиготрофные же слои, составляющие верхние части болот, имеют больше шансов быть смятыми и снесенными при оледенении. Но учитывая все значение этих соображений, мы все же склонны думать, что сфагновые болота в течение двух последних межледниковых эпох действительно долгое время не развивались. Причины этого заключаются не в том, что соответствующие виды растений отсутствовали — главные виды олиготрофных торфообразователей уже были найдены в этих отложениях. Препятствием к их массовому произрастанию и образованию сфагновых болот служили климатические условия, менее благоприятные для развития болот этого типа, чем в послеледниковье. Мы видим, что в послеледниковое время болота вступили

в верховую стадию большею частью во время трансгрессии литоринового моря. Сравнительно редко эти переходы совершались раньше, во время фазы березово-сосновых лесов. Следовательно, понадобился довольно длинный отрезок времени для исчерпания запасов минеральных солей; к тому же, возможно, что в этом отрезке времени климат во многих местах носил слишком континентальный характер. То же самое, вероятно, имело место и во время первых фаз межледниковых эпох. Общеизвестно, что во время как «Д», так и «Е»-стадий потепление было гораздо более значительным, чем в голоцене. Широколиственные дубовые и грабовые леса покрывали почти всю Европу, включая и восточную ее часть. Но и в настоящее время сфагновые болота отсутствуют в зоне этих лесов; они представляют неотъемлемую черту подзоны хвойных лесов.

Если мы обратимся к пыльцевым диаграммам межледниковых болот со сфагновыми слоями, то увидим, что отложения этих сфагновых торфов начали формироваться во время последней фазы хвойных лесов, последовавшей за фазой широколиственных лесов.

Выводы

1. Изучение болот, которые представляют важный элемент ландшафта, сохраняют в своих недрах остатки растительности и отражают в своем строении изменение климата, может дать много ценного для реконструкции плейстоценовых ландшафтов.

2. Наши познания о плейстоценовых торфяниках очень скудны. Объясняется это отчасти тем, что внимание исследователей привлекалось главным образом пыльцой, состав же торфов обычно подробно не изучался.

3. В пределах Европы известны торфяные отложения трех межледниковых эпох. Относительно малая мощность межледниковых торфяников, а также озерных отложений при полноте их пыльцевого спектра дает основание думать, что принятая Пенком длительность межледниковых эпох преувеличена. Признание меньшей продолжительности межледниковых эпох имеет крупное значение для биогеографии.

4. Почти все известные межледниковые торфяники имеют ярковыраженный низинный характер; большинство их образовалось путем зарастания водоемов.

5. Выявить различие в ходе торфообразования в различные эпохи не представляется возможным. Намечаются лишь различия в типе отложения седиментов в одном районе, но в разные эпохи

6. Вопрос о существовании межледниковых верховых (олиготрофно-сфагновых) торфяников остается открытым. Отсутствие несомненно верховых торфяников может зависеть: а) от специфических условий залегания большинства известных нам межледниковых отложений; б) от климатических условий, которые могли задержать образование верховых болот.

ЛИТЕРАТУРА

Благовещенский Г. А. (1946). Формирование лесов ледниковой области европейской части СССР в связи с колебаниями климата в четвертичном периоде. Тр. Инст. географии АН СССР, 37. — Богдановская-Гиенэф И. Д. (1946). О происхождении флоры бореальных болот Евразии. В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, II. — Доктуровский В. С. (1935). Межледниковый торфяник у дер. Немыкары Западной области. Бюлл. МОИП, нов. серия, XLIII, отд. геологии, XIII (1). — Сукачев В. Н. (1936). Основные черты развития растительности СССР во время плейстоцена. В сб.: Материалы по четвертичному периоду СССР. — Сукачев В. Н. (1938). История растительности СССР во время плейстоцена. В кн.: Растительность СССР, I. — Gams H. (1932). Quaternary Distribution. Manual of Bryology. — Gams H. (1935). Beiträge zur Mikrostratigraphie und Paleontologie des Pliozans und Pleistozans Mittel- und Osteuropa und Westsibirien. Ecologae geolog. Helvet., 28, 1. — Jessen K. a. V. Milthers. (1928). Stratigraphical and palaeontological Studies of interglacial fresh-water deposits in Jutland and North-West

Germany. Danm. Geol. Undersög, 2, R, 48. — P i e c h K. (1930). The flora of the interglacial strata near Szczerców, Dzwanki Kosciuszkowskie and some other places in the basin of the river Warta. Ann. Soc. Geol. Pologne, 6. — W e b e r C. A. (1917). Die Pflanzenwelt des Rabutzer Beckentons. Englers Bot. Jahrb., LIV.

SUMMARY

Information on pleistocene mires is very poor, but it is known that interglacial mires were eutrophic, and most of them were formed as result of overgrowing of lakes, pools etc. Scarce data published on peat deposits of three interglacial periods show that floristic composition of pleistocene mires was near to modern. The pleistocene mire flora appears to be a mixture of plant species of pleistocene swamps and new species, which had migrated from other habitats and had adapted themselves to life conditions on mires. The question of existence of true sphagnum bogs during interglacial periods is disputable because we lack exact data on specific composition of Sphagnum in interglacial peats investigated.

УДК 581.162 : 581.4 : 581.46: 582.623.2

Е. Т. Малютина и К. Г. Малютин

О ПОЛИГАМНОСТИ И МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ПРИРОДЕ ЧАСТЕЙ ЦВЕТКА У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *SALIX*[1]

С 6 рисунками

E. T. MALYUTINA AND K. G. MALYUTIN. ON THE POLYGAMITY AND MORPHOLOGICAL ORIGIN OF FLOWER PARTS IN SOME SPECIES OF *SALIX*

В результате длительного изучения видового состава ив бассейна р. Суры, их экологии, морфологии и биологии впервые установлены целые популяции ив с гермафродитными сережками и даже обоеполыми цветками, за развитием которых около г. Саранска ведутся наблюдения с 1963 г. В итоге получены многочисленные данные по однодомности и обоеполости ив, сведенные в таблицы рисунков, на которых показаны различные переходы изменений цветков — у одних в направлении смещения мужского пола к женскому, а у других — женского к мужскому, что позволило судить о происхождении пола у данных растений.

Ивы — двудомные и раздельнополые растения. Однако среди них иногда встречаются однодомные и даже обоеполые особи, о чем с интересом упоминают авторы (Linne, 1763; Henschel, 1825 г.; Brown, 1826; Müller, 1868; Eichler, 1878; Bicknell, 1881; Heinricher, 1883; Velenovsky, 1904; Rainio, 1926; Fischer, 1928, и др.), отметившие такие случаи отклонения в строении соцветий и цветков в общей сложности у 41 вида ив. В отечественной литературе подобных сведений почти не имеется, случаи однодомности описаны только у двух видов ив — *Salix cinerea* L. (Кардо-Сысоева, 1924) и *S. caprea* L. (Самусев, 1961).

В бассейне р. Суры встречаются не только отдельные гермафродитные особи, но даже целые популяции однодомных ив, особенно в местах, где вместе произрастает несколько видов *Salix*. Из 16 видов ив этой местности однодомность и обоеполость выявлены нами у следующих 8 видов: *Salix myrsinifolia* Salisb., *S. cinerea* L., *S. carpea* L., *S. alba* L., *S. dasyclados* Wimm., *S. viminalis* L., *S. triandra* L., *S. starkeana* Willd., за которыми мы ведем наблюдения с 1963 г. (Тропникова и Малютин, 1968, 1969). Рассмотрим наиболее характерные случаи однодомности.

Однодомность *Salix myrsinifolia*

Из всех изученных нами экземпляров ив наибольший интерес по аномалиям в цветках представляет однодомная ива мирзинолистная, произрастающая в глубокой сырой лощине на берегу р. Чернейки (левый приток р. Инсар) и достигающая 8 м высоты.

Первое подробное описание этой ивы на данном участке было сделано 3 мая 1967 г. в период ее массового цветения. В это время однодом-

[1] Доложено на научном семинаре Отдела морфологии растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, 27 XI 1970. За просмотр рукописи и ценные замечания и советы выражаем искреннюю благодарность М. С. Яковлеву, А. К. Скворцову, М. И. Савченко, М. Ф. Даниловой и М. М. Лодкиной.

ная особь внешне почти не отличалась от соседних мужских и женских экземпляров этого вида, только при внимательном осмотре удавалось уловить переходы от желтых (мужских) сережек к желтовато-зеленоватым (смешанным) и зеленым (женским), которые размещались в кроне в следующем порядке. В нижней части кроны в основном располагались мужские сережки, реже обоеполые и женские, в средней и особенно ближе к вершине на ветках заметно преобладали женские сережки и уменьшалось количество смешанных и мужских соцветий. Примерно такая же закономерность наблюдалась в распределении сережек и на отдельных цветущих ветках. Ближе к основанию ветки сережки формировались в основном из мужских цветков, по мере приближения к вершине ее в сережках постепенно увеличивалось количество женских и уменьшалось число мужских цветков, конечные соцветия были представлены только пестичными цветками или с очень небольшой примесью тычиночных. При значительном обилии на ветках сережек размеры их были несколько меньше нормальных.

Строение цветков в чисто женских и в чисто мужских сережках этого дерева почти не отличается от нормальных, зато в гермафродитных соцветиях форма и величина их крайне разнообразны. В этих сережках наблюдались всевозможные аномалии, особенно в местах перехода на оси соцветия мужских цветков в женские. Здесь нередко появляются и обоеполые цветки, состоящие из тычинки и пестика, как сросшиеся, так и не сросшиеся между собой, причем срастание их бывает самым невероятным: то тычиночный и пестичный цветок выходят из основания прицветной чешуйки и оба хорошо развиты, то они имеют общую голую или пушистую ножку, от которой отходит один пестик и одна тычинка, или один пестик и две тычинки, с очень короткими, 1—3 мм дл. тычиночными нитями, но чаще всего бывают случаи, когда тычинки и пестики в гермафродитных цветках срастаются, искривляются и, в результате недоразвития, приобретают разнообразные уродливые формы (рис. 1).

Сроки цветения однодомных и двудомных экземпляров этого вида совпадают и только в гермафродитных сережках мужские цветки распускаются на 1—2 дня раньше пестичных. После цветения мужские сережки сразу опадают, а смешанные соцветия, в которых имеется хотя бы один женский цветок, продолжают удерживаться на дереве до созревания плода. Почти совпадают и сроки плодоношения, однако у однодомных экземпляров плодоношение начинается раньше на 1—3 дня и проходит менее равномерно. Сережки по мере созревания вытягиваются и тем сильнее, чем больше женских цветков несет сережка. Первыми созревают плоды в гермафродитных соцветиях, а затем и в чисто женских. Раскрывание плодов происходит в первую очередь в тех сережках, где их меньше; спустя 2—3 дня картина заметно меняется, постепенно раскрываются созревшие плоды и в чисто женских соцветиях и в это же время в фазу плодоношения вступают и нормальные женские особи этого вида. Семена по своим размерам и форме мало чем отличаются от нормальных, только количество их в коробочках не 10—16, как у двудомных женских особей, а колеблется в пределах от 10 до 22 в одной коробочке.

В 1968 г. этот же экземпляр ивы зацвел 7 мая. Бывшего гермафродита трудно было узнать. Пестрый желтовато-зеленоватый облик, который имело дерево в 1967 г., сменился на ярко-желтый, все сережки в кроне оказались мужскими, овальной формы, густоцветковыми, сидячими, 15—35 мм дл. и 12—15 мм шир., с двумя-четырьмя небольшими цельнокрайними листочками при основании. Цветки в них нормальные, 6—10 мм дл., с двумя свободными и голыми, реже немного опушенными у основания тычиночными нитями.

7 мая 1969 г. мы снова провели наблюдения над изучавшимся экземпляром ивы мирзинолистной (гермафродитным в 1967 г.) у р. Чернейки. Так же как и в 1968 году, эта ива несла на себе мужские сережки, но

цветение ее и соседних мужских экземпляров этого вида было довольно неравномерным. На одной и той же ветке встречались сережки еще не распустившиеся и уже с засохшими пыльниками, или в одной и той же сережке одни тычинки уже пылили, а другие еще не выдвинулись из-под прицветных чешуй, много сережек было «пустых», без тычинок. Такая неравномерность в цветении, очевидно, вызвана особо суровыми усло-

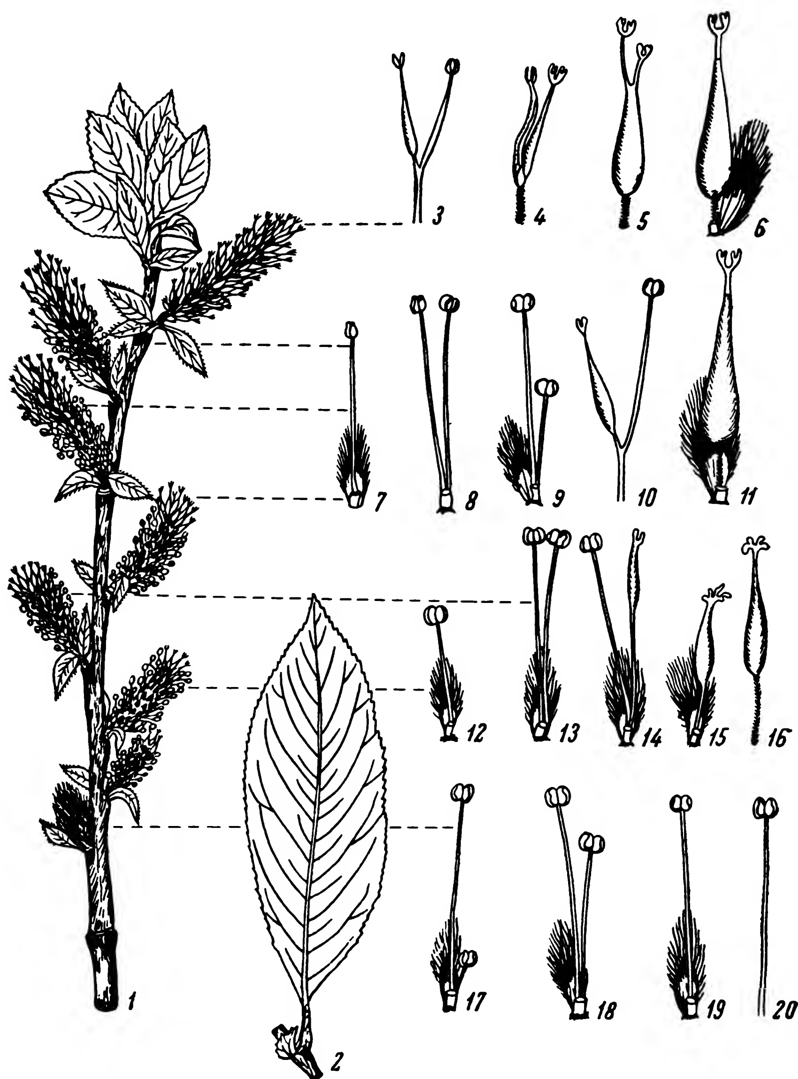


Рис. 1. Однодомная *Salix myrsinifolia* Salisb.

1 — ветка с двуполыми сережками; *2* — лист; *3—20* — мужские, женские, обоеполые и аномальные цветки, взятые из сережек в нижней, средней и верхней частях побега.

виями зимы 1968/69 г., которые отрицательно сказались на цветении не только ивовых, но и всех сережкоцветных вообще.

Особый интерес представляет массовое проявление однодомности у *S. myrsinifolia,* которое мы наблюдали 11 мая 1969 г., в другом пункте в 5 км восточнее г. Саранска на Атемарском вале (водораздел р. Инсар). Участок, занятый там ивами, небольшой, около 1 га, расположен в хорошо освещенном сыроватом месте. С одной стороны он окружен стеной дубово-липового леса, с другой стороны к нему примыкают рядовые посадки сосны в возрасте 7—10 лет. На этом же участке растут ивы — *Salix cinerea, S. caprea, S. dasyclados, S. pentandra* и *S. starkeana.*

Цветение ивы мирзинолистной было довольно обильным как у двудомных, так и у однодомных особей. Здесь нами было зарегистрировано

32 экземпляра этого вида, из которых однодомных оказалось 19, т. е. больше половины. В своем развитии они ничем не отличались от двудомных особей и встречались то скученно по два-три рядом, то обособленно между мужскими и женскими экземплярами этого же вида или ивы Старке. Это были небольшие деревья до 5—6 м выс. или кусты от 1.5 до 4 м выс., но у всех у них наблюдалась одна и та же закономерность

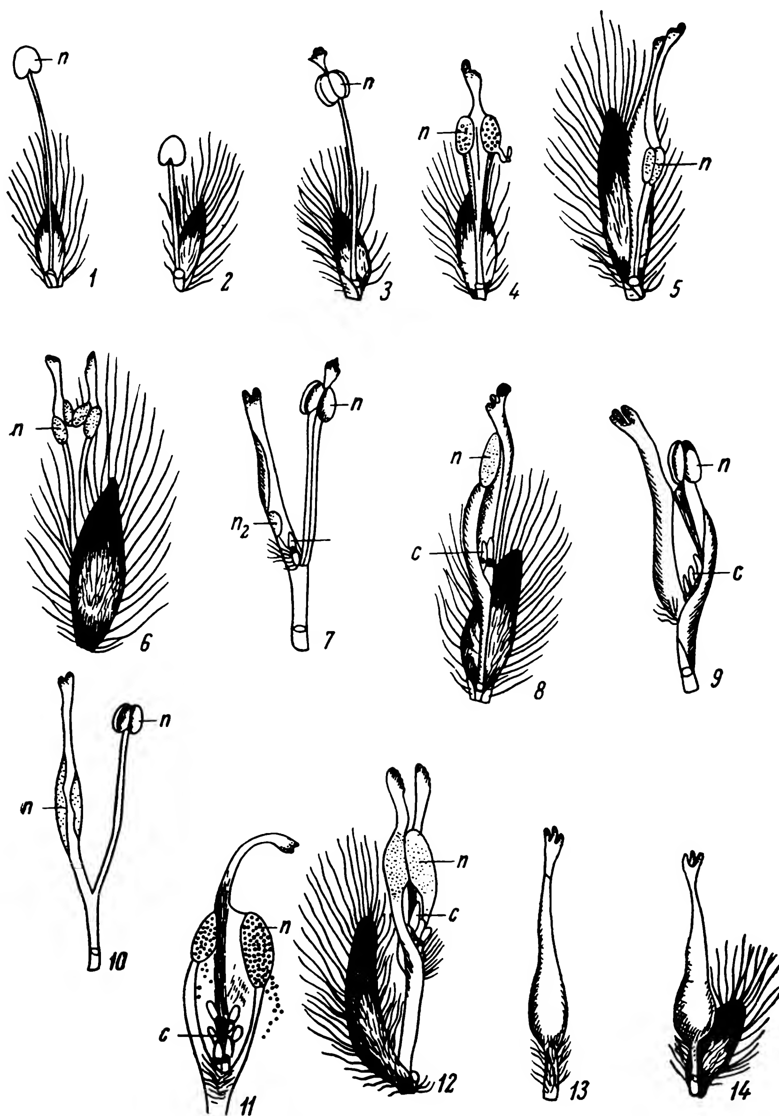


Рис. 2. *Salix myrsinifolia* Salisb. Цветки одной обоеполой сережки.

1, 2 — мужские цветки с одной тычинкой; *3—12* — обоеполые и аномальные цветки с разнообразным сочетанием элементов пестика и тычинки; *13, 14* — женские цветки; *п* — пыльники; *с* — семяпочки.

в размещении мужских, женских и обоеполых сережек. Внутри кроны и в нижних частях веток располагались большей частью мужские сережки, в более освещенных частях кроны, ближе к верхушкам побегов, — женские и в средних частях цветущих веток — смешанные соцветия с преобладанием в одних пестичных, в других тычиночных цветков. В смешанных соцветиях наблюдались процессы смещения мужского пола женским и наоборот, и имели место всевозможные аномалии в строении цветков. Все эти уклонения были довольно многочисленны и разнообразны, но мы приведем здесь лишь один рис. 2, где показаны мужские,

женские и обоеполые цветки, взятые из одной гермафродитной сережки.

Среди однодомных особей на Атемарском участке нами тщательно изучался еще один куст ивы мирзинолистной, у которого в кроне совершенно не оказалось чисто женских или мужских соцветий, а все сережки были гермафродитными; в них почти не было нормально раз-

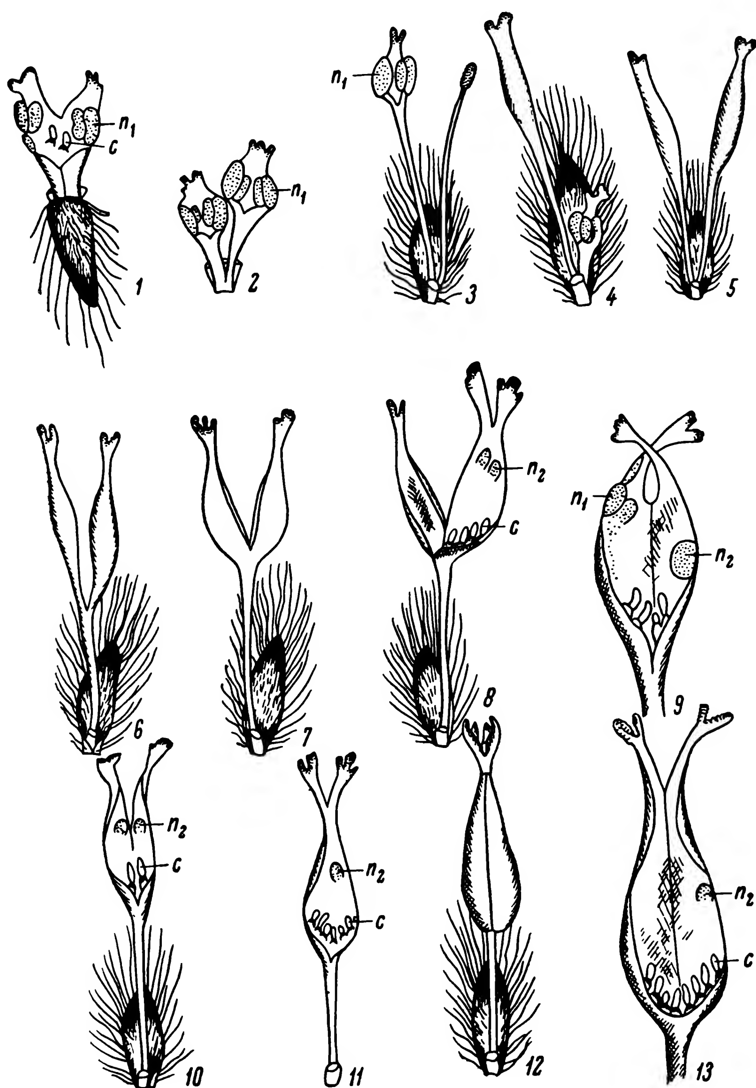


Рис. 3. *Salix myrsinifolia* Salisb. Последовательные стадии смещения мужского пола на женский в двуполых сережках (*1—13*).

n_1 — наружные гнезда пыльников; n_2 — внутренние гнезда пыльников; с — семяпочки.

витых мужских или женских цветков и наблюдался ряд последовательных переходов от тычиночных цветков к пестичным (рис. 3), начиная от основания сережки к ее вершине; основание сережки кажется пустым, так как цветки там очень мелкие, 1—1.2 (1.5) мм дл. и полностью прикрыты прицветной чешуйкой. Эти миниатюрные цветки больше похожи на тычинки, у них хорошо заметные вздувшиеся пыльники, но большинство, однако, не имеет ни тычиночных нитей, ни типичных связников, а сидят попарно на внутренних стенках плодолистиков, не сросшихся в своей верхней части, близ столбиков, переходящих в хорошо заметные 2—3-лопастные рыльца. Срастание плодолистиков наблюдается лишь в самой нижней их части, где они переходят в одну толстую, корот-

кую ножку, которая почти равна внутреннему нектарнику или заметно его превышает. У некоторых таких цветков на внутренних стенках плодолистиков имеются 1—2 недоразвитые семяпочки (рис. 3, *1*, *2*, *c*).

По мере приближения к средней части сережки заметно меняется внешний облик цветков. Цветоножки гермафродитных цветков вытягиваются, достигают 5—7 мм дл. и несут на своей верхушке или пыльники, по своему строению гомологичные описанным выше, или недоразвитые завязи (рис. 3, *3—6*).

Ряд переходов от тычинки к пестику начинается с едва заметного утолщения тычиночных нитей немного выше середины. Затем эти утолщения постепенно увеличиваются, особенно близ ножек, и уже заметно вырисовывается форма пестика, сидящего на длинной (3—4 мм) голой ножке, с хорошо заметным наверху столбиком и лопастным рыльцем. Такой цветок состоит из двух несросшихся плодолистиков, у которых нижняя часть, не затронутая процессом образования завязи, представляет собой ножку, а верхняя, с полостью внутри, образованной завернутыми внутрь, но не сросшимися краями плодолистика, имеет вид завязи. Затем происходит дальнейший процесс сближения и срастания плодолистиков, вначале их нижними частями (ножками), потом краями от основания завязи к столбику (рис. 3, *6—9*). Одновременно идет процесс преобразования и внутри завязи. Наружные пыльники (n_1) заметно редуцируются и исчезают совсем, остаются лишь внутренние гнезда пыльников, на внутренних стенках завязи (n_2). В верхней части сережки большинство цветков недоразвито, это пестики с яйцевидно-конической голой завязью, сидящей на длинной голой ножке, с ясно выраженным столбиком и 2—4-лопастным рыльцем, но развитие их все-таки остается незаконченным. У большинства таких пестиков на внутренних стенках завязи сохраняются недоразвитые стерильные пыльники; количество семяпочек в завязи не превышает 7—10, тогда как у нормальных женских особей этого вида коробочки обычно содержат 10—16 семян (рис. 3, *12, 13*).

Если мы вернемся к формам перехода мужских цветков в женские, то можно заметить, что этот процесс как будто бы начинается с середины андрогиноморфного цветка; на рис. 3, *1, 2* мы видим как бы последнюю стадию формирования тычинок. Плодолистики расходятся и из каждого образуется тычинка, где пыльники возникают под завернутыми внутрь краями плодолистика, а тычиночные нити представляют собой суженные нижние части плодолистиков, не участвующих в образовании пыльников. Но на этом процесс формирования пыльников резко прекращается и начинается новый, обратный процесс — формирование пестиков, на описании которого мы останавливались выше (рис. 3, *3—13*).

В следующем, 1970 г., цветение ивы мирзинолистной на Атемарском участке началось 5 мая. Количество однодомных кустов в этот год, по сравнению с предыдущим, 1969 г., не уменьшилось, а, наоборот, увеличилось с 19 до 22. Цветение как у нормальных, так и у однодомных особей было хорошее, мужские и женские сережки как тех, так и других, по своему внешнему виду ничем не отличались, только смешанные соцветия варьировали по величине, в зависимости от того, сколько пестичных и тычиночных цветков они содержали. На более освещенных, верхних частях крон, как и в предыдущем году, размещались в основном смешанные и женские соцветия, а в более затененных, нижних частях, — мужские.

Некоторые однодомные особи претерпели значительные изменения и почти полностью преобразовались в мужские или женские экземпляры, однако при внимательном рассмотрении у таких «женских» особей в некоторых сережках удавалось отыскать аномальные мужские или обоеполые цветки, которые постепенно утрачивали свои мужские части и становились пестичными. У «мужских» же экземпляров шли параллельные, но обратные процессы — преобразование аномальных пестиков в тычинки.

Случай обоеполости у *Salix cinerea* и *S. caprea*

В течение трех последних лет (1968—1970 гг.) нами велись наблюдения еще за двумя видами однодомных ив — *Salix cinerea* и *S. caprea*, у которых в гермафродитных сережках наблюдались самые различные переходы от мужских цветков к женским и наоборот. У *S. cinerea* имело

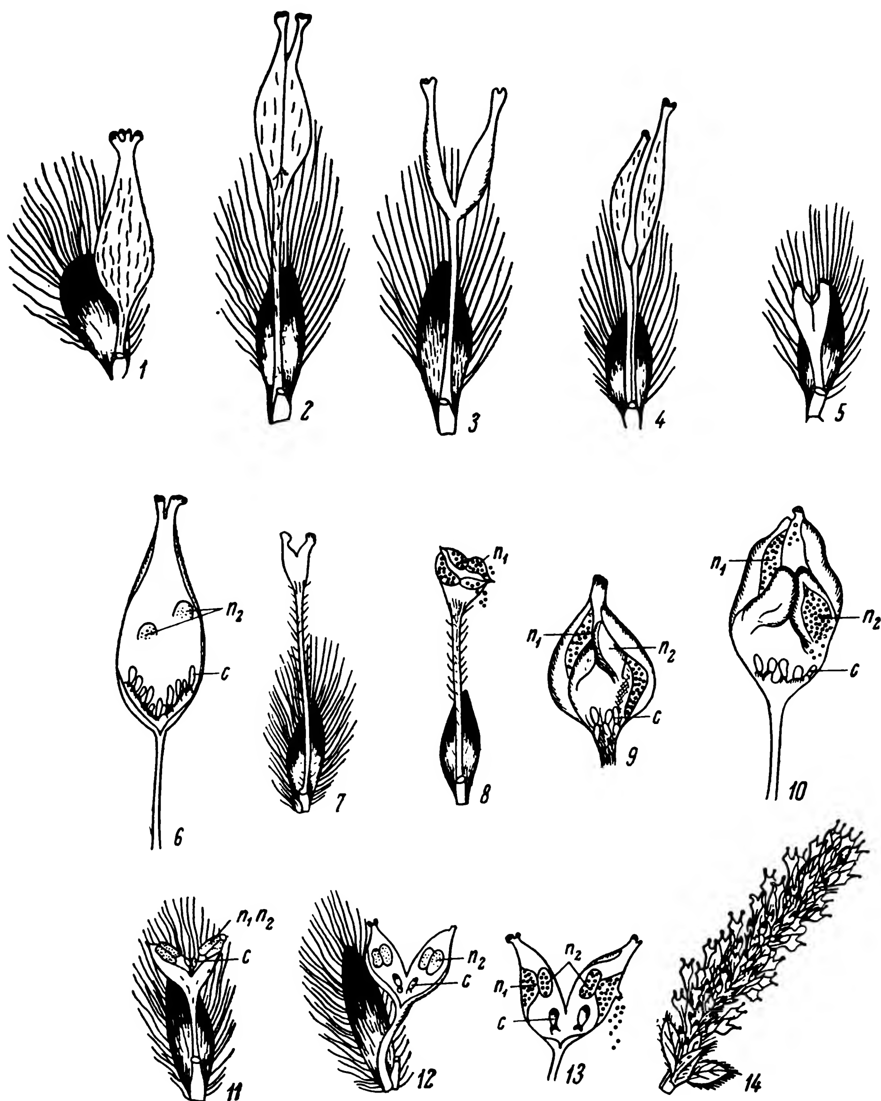


Рис. 4. Однодомная *Salix cinerea* L. Смещение женского пола мужским.

1 — женский цветок из верхней части двуполой сережки; *2—5* — четыре последовательных стадии развития пыльников из завязей; *6* — продольный разрез женского цветка с нормально развитыми семяпочками (с) и внутренними гнездами пыльников (n_2); *7*, *8* — аномальные мужские цветки; *9*, *10* — продольный разрез аномального обоеполого цветка с наружными (n_1) и внутренними (n_2) гнездами пыльников и недоразвитыми семяпочками (с) в основании завязи; *11—13* — последняя стадия формирования тычинки из пестика; *14* — сережка с недоразвитыми тычинками, взятая у самой верхушки побега.

место смещение женского пола мужским (рис. 4), а у *S. caprea*, наоборот, мужского пола женским (рис. 5).

Не останавливаясь на описании этих преобразований, в какой-то мере повторяющих этапы превращений в двуполых сережках описанной выше ивы мирзинолистной, мы только заметим, что в ходе этих смещений процессы не завершаются образованием нормально развитых мужских, женских или обоеполых цветков. Даже у внешне нормально сформиро-

вавшихся пестиков и тычинок нередко сохраняются рудименты другого пола.

Просматривая большое количество гермафродитных сережек у *Salix myrsinifolia* и *S. caprea,* мы обнаружили в некоторых мужских, женских и обоеполых цветках несколько необычные нектарники, которые по

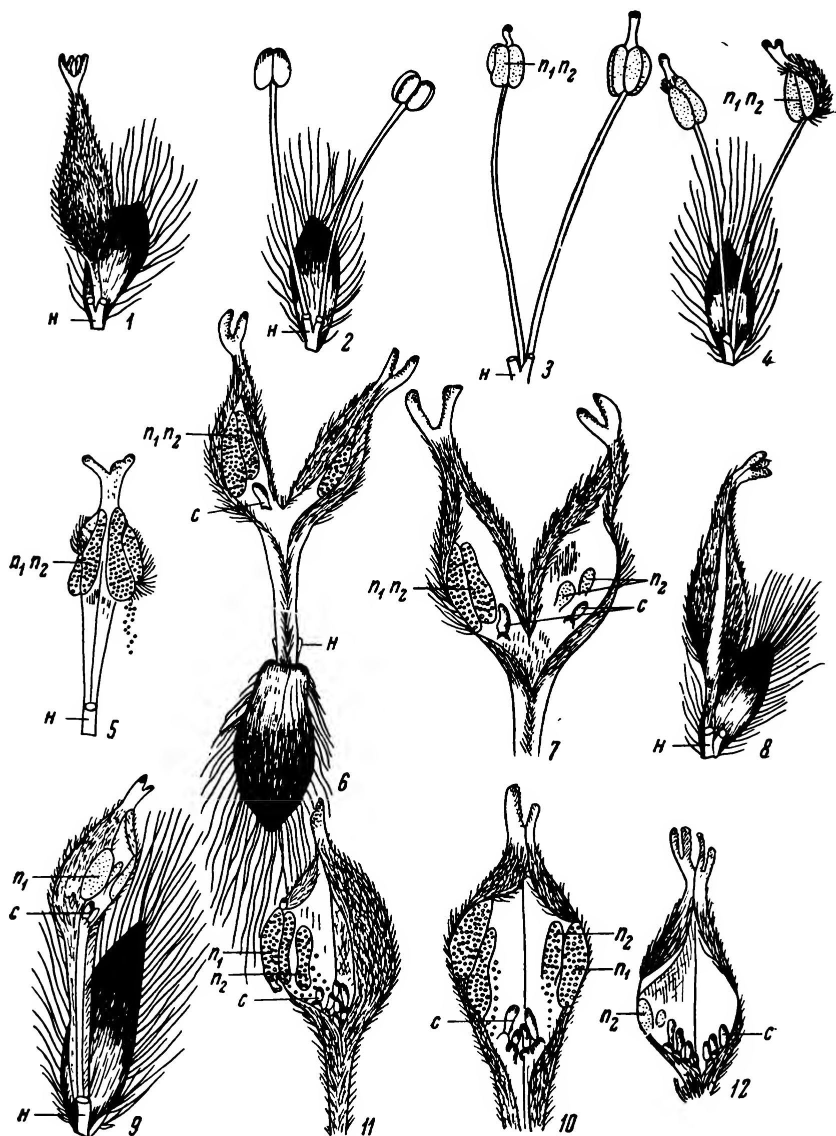


Рис. 5. Однодомная *Salix caprea* L. Смещение мужского пола женским.

1 — женский цветок; *2* — мужской цветок; *3—5* — аномальные, функционально мужские цветки в начальной стадии формирования пестиков из тычинок; *6* — формирующийся женский цветок в момент срастания плодолистиков; *7* — тот же цветок в развернутом виде с дегенерирующимися пыльниками ($п_1$, $п_2$) и недоразвитыми семяпочками (с); *8* — недоразвитый женский цветок, хорошо заметный в сережке по сплошной зеленоватой и голой полоске, которая тянется вдоль всего шва от столбика до основания завязи; *9* — аномальный цветок с пыльниками ($п_1$) и семяпочками (с); *10—12* последняя стадия формирования пестика из тычинок; *н* — нектарники.

своему внешнему виду и размерам резко отличались от нормальных. У ивы мирзинолистной они были похожи на лепестки, имеющие кеглевидную или завязеобразную форму, 1—1.5 мм дл., в основании более широкие, мясистые, к верхушке постепенно суживающиеся и оканчивающиеся либо заострением, либо небольшой шершавой головкой, напоминающей головчатое рыльце пестика. В пестичных цветках они нередко равнялись по длине ножкам завязей и примерно в 2—5 раз превышали размеры

нормальных нектарников (рис. 6). У ивы козьей они обычно 2-, реже 3-лопастные. Их лопасти либо свободные, либо в основании сросшиеся (рис. 5, *1—3*, *8н*). Подобные нектарники Веленовский (Velenovsky, 1904), Ал. А. Федоров (1949) и некоторые другие авторы склонны рассматривать как рудименты околоцветника, что согласуется с материалами и наших наблюдений.

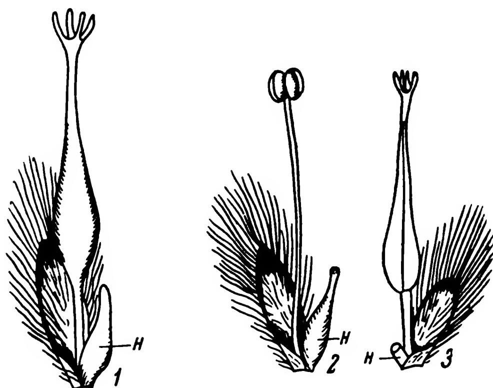


Рис. 6. Петалоидные нектарники *Salix myrsinifolia* Salisb. (все цветки взяты из одной обоеполой сережки).

1 — женский цветок с лепестковидным нектарником (увел. 13); *2* — мужской цветок с одной тычинкой и завязеподобным нектарником (увел. 10); *3* — женский цветок с нормальным нектарником (увел. 10); *н* — нектарники.

Заключение

Приведенные нами материалы многолетних (1963—1970) саликологических исследований указывают на высокую лабильность репродуктивных органов у ив и позволяют высказать предположение· что однодомность у рода *Salix* есть первичное явление. Однако мы не имеем достаточных оснований утверждать, что первоначальный тип цветка у ив был обоеполым, так как при смещении полов процесс не завершается образованием нормально развитых обоеполых цветков.

ЛИТЕРАТУРА

Кардо-Сысоева Е. (1924). О гинандроморфизме у *Salix cinerea* L. Тр. Ленинградск. общ. естествоисп., 54, 3. — Самусев Ф. Ф. (1961). Однодомная ива козья. Бот. ж., 46, 6. — Тропникова Е. Т. и К. Г. Малютин. (1968). Ключ для определения ив бассейна р. Суры по цветкам. Матер. Сурск. экспед. — Тропникова Е. Т. и К. Г. Малютин. (1969). Ключ для определения ив бассейна р. Суры по плодам, семенам и семенным следам. Матер. Сурск. экспед. — Федоров Ал. А. (1949). Случай аномалии у *Salix caprea* L. и вероятное его истолкование. Бот. ж., 34, 3. — Bicknell E. P. (1881). Stamens within the ovary of *Salix*. Bull. of the Torrey Bot. Club, VIII, 7. — Brown R. (1826). Vermischte Botanische Schriften, II. — Eichler A. W. (1878). Blutendiagramme, 2. — Fischer M. J. (1928). The morphology and anatomy of the flowers of the *Salicaceae*. Amer. J. Bot., 15. — Heinricher E. (1883). Beiträge zur Pflanzenteratologie und Bluten morphologie. Sitzb. Acad. Wiss. in Wien, Mathem. Naturw. Kl., 87, 1, 1. — Linne C. (1763). Species plantarum, II. — Müller H. (1868). Umbildung von Ovarien in Staubgefässe bei *Salix*. Bot. Zeit., 49. — Rainio A. J. (1926). Über die Intersexualität bei der Gattung *Salix*. — Velenovsky J. (1904). Vergleichende Studien über der *Salix*-Blute. Beih. Bot. Centrbl., 17.

(Получено 29 XII 1970).

SUMMARY

Many years of morphological studies of reproductive organs of willows, monoecious and dioecious individuals of *Salix carpea* L., *S. cinerea* L., *S. dasyclados* Wimm., *S. myrsinifolia* Salisb., *S. starkeana* Willd. and *S. triandra* L. made it possible to suppose that sexual differentiation in willows developed from monoecity to the separation of sexes and final bioecity of these plants. However the opinion of the primarity of dioecious flower in species of genus *Salix* L. is not confirmed.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК (018)511.1 : 58

Ю. А. Злобин

ЧИСЛЕННОСТЬ И РАЗМЕЩЕНИЕ ПОДРОСТА НА ПЛОЩАДЯХ ВОЗОБНОВЛЕНИЯ

Yu. A. ZLOBIN. THE NUMBER AND DISTRIBUTION OF YOUNG TREES ON SAMPLING AREAS

Дан критический анализ основных методов учета численности подроста древесных пород на площадях возобновления. С использованием статистических методов и на основе изучения микроклиматических и фитоценотических особенностей площадей возобновления констатировано контагиозное размещение особей подроста. На шести модельных площадях возобновления с контагиозным размещением объектов опробованы основные способы площадочного и дистанционного методов учета численности подроста. Сделаны практические рекомендации, направленные на усовершенствование и повышение точности учета численности подроста в полевых условиях.

Изучение численности подроста на площадях возобновления является актуальной проблемой лесной геоботаники и лесного хозяйства. Численность подроста определяет судьбу территории и уровень затрат, необходимых для поддержания ее в облесенном состоянии. В последние десятилетия усиленно разрабатываются методики учета численности подроста и объективной оценки эффективности различных приемов обследования площадей возобновления. Основные требования к методам оценки численности подроста заключаются, во-первых, в точности, соответствующей поставленным задачам, и во-вторых, в достаточной быстроте и техническом удобстве полевой работы.

Имеющиеся в настоящее время методы учета численности подроста могут быть разделены на две группы:

а) методы учета численности на пробных площадях, позволяющие оценить плотность стояния особей. Методы этой группы получили преимущественное развитие в отечественном лесоведении. Основная задача при их применении — нахождение оптимальных размеров и формы учетных площадок и наиболее рационального размещения их на обследуемой территории;

б) методы бесплощадочного учета, при которых определяется размер удельной, или средней, площади особей подроста, которая является обратной величиной к численности подроста на единице площади. В основе этих, дистанционных, методов лежат промеры расстояний от растения к растению или от случайно выбранной точки к растению. Методы бесплощадочного учета довольно широко применяются в США и в западноевропейских странах (Bormann a. Buell, 1964; Priesol, 1968, и др.); обращали на них внимание и отдельные отечественные исследователи (Быков, 1966). При использовании дистанционных методов, естественно, отпадают

подчас сложно разрешимые вопросы о числе и размере учетных площадок, зато объем расчетов увеличивается и в некоторых случаях требуется сложная вычислительная техника для обработки полевого материала.

Обращаясь к истории вопроса, легко установить, что в России длительное время господствовал эмпирический подход к методам учета численности подроста, сочетающийся с субъективизмом самого худшего толка. Методические рекомендации оказывались обращенными прежде всего к самой личности обследователя. Он априорно, не проводя учета, должен был решить, сколько имеется подроста на площади возобновления, оценить равномерность его размещения и выбрать место, где подроста именно столько, сколько, по его мнению, приходится в среднем на единицу площади во всем обследуемом выделе, и именно в этом типичном месте произвести учет. В сущности зачем? Только для того, чтобы подтвердить свое, может быть, ошибочное, предвзятое представление о численности подроста. Ярким примером работ такого рода является труд А. А. Начапкина (1928 : 31); этот автор писал: «Удачный, сознательный, а не автоматический, не шаблонизированный выбор мест для пробных площадей — вот рациональные основы метода у исследователя-лесовода в отличие от ботаника и эколога», и здесь же — «От метода взятия массового количества пробных площадок на возобновление, без всякого их отбора лесоводу необходимо отказаться». Такая методика, очевидно, могла дать объективные результаты только в руках очень опытного исследователя, при массовом применении она вела к грубым искажениям.

Идеалы нашего времени иные. Лесовод должен иметь право сказать, что итоги его работы зависят не от его личного опыта или искусства, а от объективности метода исследования (Schmidt-Vogt, 1970). Однако приведенная выше концепция имеет не только историческое значение, ее отзвуки сохранились надолго. Даже в наше время некоторые исследователи, например Ю. И. Манько (1959, 1967), рекомендуют закладывать ленты, или площадки, на которых производится учет подроста, не в случайно выбранных местах, а с учетом средних условий лесосеки.

Некоторые лесоводы до настоящего времени избегают пользоваться выборочным методом в наиболее корректной его форме — с случайным расположением площадок, предпочитая размещать их в систематической последовательности, простодушно полагая, что использование таблицы случайных чисел приведет к тому, что все площадки сгрудятся в одном углу обследуемой территории (весьма наивное представление в глазах тех, кто имеет опыт практической работы со случайными числами). Результаты учета возобновления практически во всех отечественных работах не обрабатываются статистически, а если и обрабатываются, то статистические параметры выборок не сообщаются читателю и он лишен возможности оценить достоверность средних.

Вместе с тем в лесной геоботанике и лесоведении накоплен большой опыт использования выборочного метода для целей учета возобновления в форме, соответствующей требованиям математической статистики. Этот материал позволил подойти к решению трех основных вопросов: а) к определению оптимального размера и формы учетной площадки, б) оценке эффективности разных способов расположения учетных площадок и в) нахождению минимального числа площадок, дающего статистически надежную информацию о численности подроста.

Сравнительное изучение эффективности различных методов учета подроста проводилось многими лесоводами и геоботаниками (Усков, 1928; Гуман, 1929; Флерова и др., 1938; Иваненко, 1947; Леонтьев, 1952; Radu, 1956; Федоров, 1958; Романов, 1962; Побединский, 1962, 1966; Бузыкин и Побединский, 1963; Чистяков и Успенский, 1967; Маслаков, 1968, и др.). Найдено, что повышение точности учета достигается при уменьшении размеров учетных площадок. Кроме того, на крупных площадках в ходе подсчета неизбежны пропуски мелкого подроста. В большинстве случаев оптимальной считается площадка в 4 м^2 в виде квадрата; приемлемы, особенно для учета мелкого подроста, площадки в 1 м^2, которые иногда

делают круглыми. В пользу мелких площадок свидетельствует легкость их заложения в большом количестве, позволяющая применить статистическую обработку материала. Визуальное определение границы учетной площадки, рекомендуемое В. Н. Даниликом (1969), можно допустить лишь при самых грубых ориентировочных обследованиях.

Объективизация методов исследования имела следствием отказ от заложения учетных площадок в «типичных» местах. На смену пришел метод рендомизации. Обычно площадки располагают на линиях-лентах на равном расстоянии друг от друга. Против расположения учетных площадок в систематической последовательности можно и не возражать, если схема их расположения выбирается заранее, без «привязки» к конкретному выделу. Но и в этом случае систематическое расположение учетных площадок может привести к наложению их на незаметную для глаза периодичность растительного покрова и сильно сместить выборочное среднее. Полная рендомизация будет достигнута тогда, когда площадки на тех же линиях будут располагаться не через равные интервалы, а на расстояниях, определенных по таблице случайных чисел. Это гарантирует полную случайность выборки.

Вопрос о числе учетных площадок после выбора их размера и способа заложения — чисто технический. Это число может быть рассчитано с заданной точностью методами математической статистики. В лесоводстве более популярен другой подход — набор учетными площадками заранее обусловленной доли выдела. Она, по определениям различных авторов, варьирует широко — от 20 (Иванова, 1964) до 0.25—0.5% (Чистяков и Успенский, 1967). Ясно, что чем большую площадь охватят в совокупности учетные площадки, тем точнее учет.

В теоретическом плане определение числа учетных площадок связано с площадью выявления ассоциации. Работы такого плана немногочисленны. Важную закономерность нашел А. А. Бабурин (1968); оказалось, что численность особей вида в сообществе выявляется раньше, чем видовое богатство. Необходимо отметить, что в исходном определении Л. Г. Раменского (1938 : 291) о площади выявления для фитоценоза в целом говорится только в «определенном условном смысле». Раменский четко отличал площади выявления видового состава, встречаемости, численности и подчеркивал, что они имеют разный размер. Такие площади выявления в каждом конкретном случае могут быть набраны как сумма мелких площадок, хотя Раменский и предостерегал от использования слишком мелких учетных единиц, которые, даже взятые в очень большом количестве, не могут выявить некоторые особенности растительности. Позднее В. Н. Сукачев (Сукачев и др., 1957) определял площадь выявления как минимальный участок ассоциации, которого достаточно для выявления всех ее основных признаков. В этом случае площадь выявления может быть всего лишь одним участком, и минимальный размер его будет определен размером площади выявления того признака сообщества, который имеет наибольшую площадь выявления. Понимание площади выявления в смысле Сукачева полезно при лесотипологических работах. Для нахождения численности подроста целесообразно использование площади выявления в понимании Раменского. Нахождение площадей выявления для подроста древесных пород в разных лесотипологических условиях — задача, которую еще предстоит решить.

Помимо прямых способов учета численности подроста были испытаны возможности использования некоторых косвенных показателей. Один из них — встречаемость, связанная с численностью логарифмической зависимостью. Впервые Хейг (Haig, 1931) судил о численности возобновления по встречаемости подроста на площадках размером в 4.05 м^2. Этот же метод использовал Спур (Spurr, 1956). В отечественном лесоведении данный принцип применил для учета численности подроста А. И. Бузыкин (1969), определивший связь встречаемости с численностью корреляционным отношением 0.85±0.02 и предложивший на этой основе пересчетные таблицы нахождения численности по встречаемости. Переводные коэффи-

циенты для пересчета встречаемости на численность у разных авторов разнятся между собой. Дело в том, что характер связи встречаемости с численностью зависит от типа размещения объекта (Грейг-Смит, 1967). Поэтому шкалы расчета обилия по встречаемости могут иметь только региональное значение и в качестве универсального методического приема служить не могут.

Оригинальную модификацию методики учета численности подроста предложил П. Н. Мегалинский (1963), заметивший связь между густотой подроста и количеством свободных от него микроплощадок. Учет числа таких пустых площадок, по его мнению, позволяет судить о количестве подроста на площади возобновления. Позже аналогичный прием для учета доли сохранившегося предварительного подроста на вырубках использовал Н. Ф. Петров (1969). Такие приемы не обоснованы теоретически, так как базируются на учете только одного, нулевого класса численности. Для практической работы они не могут быть рекомендованы.

Отсутствие единства в методических подходах к учету численности подроста, характерное для современного лесоводства, и противоречивость отдельных результатов в значительной степени обусловлены эталоном, на котором производится испытание тех или иных конкретных методик. Обычно в качестве такого эталона принимается реальная площадь возобновления, на которой производится сплошной пересчет подроста. При использовании подобных эталонов не охватывается вся возможная амплитуда численности подроста и, что является решающим, не учитываются особенности размещения подроста на площади возобновления. Именно поэтому А. И. Федоров (1958) нашел, что на вырубках лучший способ учета — две перпендикулярные ленты по диагоналям ее, а под пологом — три поперечные ленты. Удачным прием может быть в тех случаях, когда расположение учетных площадок совпадает с узором размещения подроста. Однако на практике особенности размещения подроста приводят подчас к значительным абсолютным ошибкам выборочных средних. Это обстоятельство вынудило Ю. И. Манько (1959) рекомендовать заложение учетных площадок в типичных местах, что снижает ошибку учета в случае неудачного наложения лент. В качестве другой попытки найти обходной путь выступает работа П. З. Лившиц и Н. А. Борисовой (1966), которые предложили производить учет плотности особей в скоплениях, а затем оценивать общую площадь таких скоплений.

Узор размещения[1] особей вида, как сейчас становится очевидным, оказывает влияние на результаты изучения численности особей выборочным методом (Фрей, 1968) и должен быть обстоятельно изучен и учтен в отношении подроста.

Фактический материал по размещению подроста невелик. М. Т. Гончар (1957) в лесостепных сосновых насаждениях, О. М. Колпиков (1963) при изучении самосева сосны на Урале констатировали его расположение группами. А. В. Побединский (1966) указывал, кроме того, на усиление тенденции к групповому размещению подроста в местах с малой его численностью на сухих дренированных почвах. Е. А. Маслаков (1968) дополнительно подметил возрастание равномерности размещения подроста по мере его старения. Аналогичные наблюдения приводятся в трудах и некоторых других лесоводов, но, вероятно, В. И. Василевич (1969) впервые применил аппарат математической статистики для анализа характера размещения всходов сосны. Оно оказалось контагиозным (групповым).

Вообще контагиозное размещение растений в ценозах — явление закономерное (Whitford, 1949; David a. Moore, 1954; Kershaw, 1963, 1964), и можно полагать, что подрост древесных растений не является исключением из него. Имеющийся в нашем распоряжении материал по учету численности подроста хвойных на площадках размером в 1 м^2 был обра-

---

[1] В этом случае иногда пользуются термином «распределение» (Василевич, 1969), что нам не кажется удачным, так как этот термин применяется в математической статистике в ином смысле.

ботан с использованием статистических критериев, выявляющих контагиозное размещение. Использовался критерий Мура (Moore, 1953), так как численность площадок с числом особей подроста 0, 1 и 2 особи была велика, и был применен критерий относительной дисперсии (Грейг-Смит, 1967). Как видно из данных табл. 1, оба критерия свидетельствуют о контагиозном размещении подроста как в целом, так и в отношении отдельных возрастных групп. Дальнейшее накопление фактического материала в этом направлении весьма желательно, но имеющийся на сегодня объем прямых сведений о характере размещения подроста еще не дает оснований для утверждения об универсальности этого явления.

ТАБЛИЦА 1

Размещение подроста хвойных на отдельных площадях возобновления

Площадь возобновления	Численность подроста (в тыс. на 1 га)	Число пробных площадок	Критерий Мура		Параметрический критерий		Заключение о размещении подроста
			⍉	табличный уровень	$\frac{\sigma^2}{\bar{x}}$	2S	
1. Подрост сосны 1—16 лет на вейниково-разнотравной вырубке. Тюменская обл.	13.2	90	2.67	1.99	2.863	0.3004	Контагиозный
2. Подрост сосны 1—16 лет на вересковой вырубке. Тюменская обл.	111.9	90	1.14	—	12.790	0.3010	То же
3. Подрост пихты под пологом ельника-пихтарника зеленомошного. Марийская АССР:							
2—8 лет . . .	107.3	61	1.00	—	8.146	0.1841	» »
9—25 лет . .	15.9	61	9.38	—	4.622	0.1841	» »
всего	123.4	61	1.33	—	9.802	0.1841	» »
4. Подрост ели под пологом ельника-пихтарника зеленомошного. Марийская АССР:							
2—4 лет . . .	1.4	61	7.00	—	3.292	0.1841	» »
5—30 лет . . .	13.1	61	16.25	—	5.190	0.1841	» »
всего	14.5	61	15.60	—	5.471	0.1841	» »
5. Подрост осины 1—16 лет на вырубке в сосняке травяном. Ульяновская обл.	72.0	80	1.487	2.98	24.014	0.4530	» »

Более доказательным оказывается суждение о размещении подроста, основанное на анализе предпосылок его возникновения. Если под пологом леса для семян хвойных можно предположить случайный характер размещения, то на вырубках при обсеменении от стен леса, одиночных и групповых семенников создаются предпосылки к неравномерному размещению семян. С начала прорастания семян тенденция к групповому размещению увеличивается благодаря четкой неоднородности почвенного покрова и подстилки, являющихся ложем для семян. Эта неоднородность, мозаичность среды обитания, может быть эффективно оценена величиной коэффициента вариации для данных, полученных на трансекте, пересекающей изучаемую площадь. В ряде лесных ассоциаций рассчитанные таким образом коэффициенты вариации для освещенности, pH подстилки, обеспеченности почвы фосфором и азотом оказались довольно высокими и были равны 16.5—47.5% (Злобин, 1968). Сопоставленные с многочислен-

ными литературными данными (Сахаров, 1951; Попов и Шубин, 1958; Травников, 1961; Ипатов, и др., 1967) они позволяют утверждать, что микромозаичность среды обитания является правилом для лесных фитоценозов.

Дальнейшее усиление тенденции к контагиозному размещению особей подроста обусловлено мозаичностью размещения особей основных видов живого покрова на вырубках и под пологом леса. Проведенное нами изучение группы типов вырубок в сосновых лесах Тюменской области и отдельных насаждений Марийской АССР в отношении характера размещения особей основных компонентов живого покрова показало, что для 26 проанализированных случаев относительная дисперсия колеблется от 1.59 до 36.50 при высокой статистической достоверности. Это является указанием на контагиозный характер размещения особей, последнее опять-таки усиливает эдафическую и микроклиматическую неоднородность среды обитания и создает предпосылки для различной приживаемости всходов и выживаемости особей подроста. Контагиозное размещение подроста обусловливается также наличием в растительном покрове мозаичности разного масштаба (микрогруппировки, микрофитоценозы, ценоэлементы, парцеллы и т. п.), элементы которой безусловно отличаются всем комплексом средообразующих факторов. Таким образом, совокупность прямых данных и косвенных соображений делает итоговое заключение о контагиозном размещении особей подроста довольно веским.

При изучении численности подроста в случае его контагиозного размещения любым выборочным методом мы уже не получаем статистических рядов, отвечающих нормальному распределению. Логические предпосылки для этого довольно ясны. Кривые нормальных распределений симметричны, и генеральное среднее лежит в середине ряда распределения. При групповом же размещении особей происходит их сгущение на некоторых площадках. При неизменном среднем это происходит за счет каких-то других площадок, которые или остаются пустыми или содержат значительно уменьшенное количество объектов. Количество площадок с увеличенным числом особей возрастает в некоторой степени, количество пустых площадок возрастает в значительно большей степени, так как, например, для того чтобы создать группу из 10 особей, необходимо оставить пустыми 10 площадок, содержавших раньше по одной особи. В итоге ряд распределения оказывается асимметрическим. Его аппроксимация нормальным распределением уже не удается. Некоторые асимметричные кривые описываются распределением Пуассона, для которого дисперсия равна среднему. По мере возрастания степени контагиозности дисперсия увеличивается (Frey, 1967; Грейг-Смит, 1967). Такие ряды с дисперсией, превышающей среднее, уже не соответствуют распределению Пуассона. По данным Арчиболд (Archibald, 1950), Кер (Ker, 1954) и Робинсона (Robinson, 1954 г.), они могут быть описаны отрицательным биномиальным распределением или некоторыми специальными распределениями, отвечающими условию $\sigma^2 > x$.

Границы соответствия рядов распределения закону Пуассона в отношении к биологическим объектам обсуждались неоднократно. По мнению В. М. Иванюта (1969), при численности подроста менее 100 тысяч особей на 1 га следует безусловно пользоваться распределением Пуассона, а при более высоких численностях применимы как распределение Пуассона, так и нормальное. Б. Н. Васин (1970) считал, что использование закона Пуассона возможно при среднем числе объектов до 10 на одну площадку и даже до 15. Эти соображения не учитывают сущности распределения Пуассона. Условие возможности этого распределения — малая, но не равная нулю вероятность события. П. Грейг-Смит (1967 : 95) справедливо подчеркивал, что «среднее число особей, приходящееся на пробную площадку, не имеет значения для определения пригодности пуассоновского распределения». Кроме того, распределение Пуассона требует определенной однообразности размещения объектов на площади (Маринеску и др., 1970). Действительно, статистическое выявление соответствия рядов распределения численности подроста нормальному и пуассоновскому распре-

делениям, осуществленное нами, показало, что в подавляющем большинстве случаев аппроксимация этими распределениями не удается.

Способы расчета статистических параметров в отношении данных по численности подроста и их значимость зависят от типа статистического распределения, который в свою очередь определяется пространственным размещением особей. Дальнейшие поиски статистического распределения, удовлетворительно аппроксимирующего ряды распределения численности подроста, безусловно представляют интерес, но в настоящее время более актуален вопрос о том, в какой степени статистические параметры нормального распределения пригодны для оценки выборочных данных по численности подроста. Для решения этого вопроса целесообразно использовать модельные популяции, которые представляют широкие возможности для построения разных типов размещения объектов и охвата широкой амплитуды численности подроста. Модельные популяции для изучения численности подроста пока еще не использовались.

Нами было построено шесть модельных площадей возобновления. В основу их были положены контуры парцелл, опубликованные Н. В. Дылисом (1969). Насыщение парцелл объектами осуществлено методом накопления на координатную сеть по таблице случайных чисел так, что итоговое их размещение оказывалось контагиозным. Удельные площади объектов составили 16, 8, 4, 2, 1 и 0.5 квадратных единиц, что соответствует численности подроста в 0.625, 1.25, 2.5, 5.0, 10.0 и 20.0 тысяч особей на 1 га. Такие численности охватывают амплитуду действия большинства шкал оценки возобновления. Учет численности объектов на модельных площадях возобновления производился методом учетных площадок по следующим вариантам: а) расположение учетных площадок случайное и в систематической последовательности, б) изменение размера учетных площадок, в) изменение числа учетных площадок. Были испытаны также некоторые дистанционные методы учета численности. На основе полученного фактического материала рассчитаны основные статистические параметры выборок. Относительная ошибка q найдена по формуле $[(\bar{x}-\mu)/\mu]\cdot 100$, критерий Стьюдента t — по формуле $(\bar{x}-\mu)/S_{\bar{x}}$, дисперсия σ — обычным способом с последующим приведением к размеру элементарной площадки 1×1 по методу Бормана (Bormann, 1953) и тогда обозначена $(\sigma^2)'$, стандартная ошибка средней арифметической $S_{\bar{x}}$ — обычным способом. Генеральное среднее обозначено через μ, выборочное среднее — $\bar{x}$, абсолютные значения через $||$.

Сопоставление результатов заложения учетных площадок в систематической последовательности и методом рендомизации показало (табл. 2), что как в отношении непосредственной точности учета, так и в отношении основных статистических параметров рендомизация имеет преимущество перед заложением площадок в систематической последовательности. При рендомизации относительная ошибка оказалась примерно в 2 раза меньше, дисперсия и выборочная стандартная ошибка также имеют меньшую величину. Это является достаточно надежным основанием, чтобы рекомендовать заложение учетных площадок для оценки подроста в случайном порядке.

ТАБЛИЦА 2

Статистические параметры выборок при разных способах расположения учетных площадок

Способ расположения учетных площадок	Относительная ошибка $\|q\|$	Критерий Стьюдента $\|t\|$	Дисперсия, приведенная к элементарной площадке $(\sigma^2)'$	Выборочная стандартная ошибка $S_{\bar{x}}$
Полная рендомизация	0.1474	0.6726	0.8433	0.7176
В систематической последовательности	0.3151	0.7408	1.5416	2.1944

Результаты учета численности объектов на модельных площадях возобновления, полученные при помощи площадок разного размера (табл. 3), показывают, что при соблюдении одинаковой доли охвата общей площади (она всегда составляла 20%) мелкие площадки имеют преимущество перед крупными — относительная ошибка при использовании мелких площадок меньше. Увеличение количества учетных площадок, сопровождающееся увеличением доли охвата площади возобновления, всегда повышало точность учета.

ТАБЛИЦА 3

Основные статистические параметры выборок при разной величине учетных площадок

Величина учетной площадки (в квадратных единицах)	Относительная ошибка $\|q\|$	Критерий Стьюдента $\|t\|$	Дисперсия, приведенная к элементарной площадке $(\sigma^2)'$	Выборочная стандартная ошибка $S_{\bar{x}}$
$^1/_4$	0.1369	0.7925	2.4377	0.0218
1	0.2180	0.6549	0.6651	0.1454
4	0.2213	0.6254	0.5571	0.6668
16	0.4495	0.7541	0.5209	0.9899

Имеющийся фактический материал позволил проследить изменения основных статистических параметров выборок при учете на площадях с разной численностью объектов (табл. 4). Относительная ошибка выборок, взятых на площадях с малой численностью объектов, оказалась выше по сравнению с площадями с высокой численностью объектов. Дисперсия также отчетливо увеличивается по мере увеличения численности объектов. Связь эта криволинейна и оценивается корреляционным отношением $\eta_{\bar{x}/\sigma^2} = 0.993 \pm 0.0123$ при $t_\eta = 80.7$ и $\eta_{\sigma^2/\bar{x}} = 0.307 \pm 0.1200$ при $t_\eta = 2.55$ (в первом случае статистическая достоверность связи превышает 99%, во втором — 95%). Снижения дисперсии при значительном повышении численности объектов, которое наблюдал Клэфам (Clepham, 1936), в рассмотренной нами амплитуде численности объектов не наблюдалось. При расчете по способу А. Бернстейна (1968) с 10%-м допустимым отклонением выявлена определенная тенденция к снижению необходимого объема выборки на площадях с высокой численностью объектов. Это соответствует заключению В. Н. Романова (1962), полученному на основании изучения реальных площадей возобновления.

Относительная точность учета является наиболее эффективной оценкой выборки. В тех случаях, когда она не известна, о ней приходится судить косвенно. Данные о связи основных статистических параметров выборок с относительной точностью учета приведены в табл. 5. Видно, что при

ТАБЛИЦА 4

Статистические параметры выборок, произведенных на модельных площадях с разной численностью объектов

Численность объектов, соответствующая количеству подроста (в тысячах на 1 га)	Относительная ошибка $\|q\|$	Дисперсия $(\sigma^2)'$	Выборочная стандартная ошибка $S_{\bar{x}}$	Необходимая численность выборки n
0.625	0.5498	0.1206	0.1920	11874
1.25	0.2376	0.1712	0.3307	4214
2.5	0.2501	0.4325	0.5565	2657
5.0	0.1490	0.7299	0.7388	1121
10.0	0.1952	6.1021	2.8907	2343
20.0	0.1566	7.1167	3.9981	683

больших относительных ошибках выборочная стандартная ошибка, рассчитанная для нормального распределения, резко возрастает, поэтому допустимо ее использование для оценки выборочных средних. Для выборочной стандартной ошибки, рассчитанной на основании распределения Пуассона, такой закономерности не установлено, поэтому она не может являться критерием для суждения об относительной точности учета.

ТАБЛИЦА 5

Статистические параметры выборок при разной точности учета

Относительная ошибка	Выборочное стандартное отклонение	Дисперсия	Выборочная стандартная ошибка для нормального распределения	Выборочная стандартная ошибка для распределения Пуассона
0.000—0.040	1.315	1.7298	0.6836	0.0878
0.041—0.150	1.232	1.5778	0.7359	0.0977
0.151—0.200	1.397	1.9516	0.4811	0.0800
0.201—0.400	0.935	0.8742	0.2066	0.0492
0.401—0.800	0.591	0.3493	3.3933	0.0652
0.801—1.200	0.963	0.9274	5.9843	0.0826

Среди ряда методов дистанционного определения численности подроста (Cottam a. Curtis, 1949, 1956; Catana, 1963) наилучшие результаты дал метод Присола (Priesol, 1968), основанный на измерении расстояния до третьего ближайшего объекта. Этот метод обеспечивал высокую точность учета с наибольшим отклонением в 8% при использовании 41—164 промеров (табл. 6). Присолом были разработаны переводные таблицы средних расстояний на численность объектов в довольно узком интервале. В связи с перспективностью метода нами в вычислительном центре УСХИ была составлена таблица (табл. 7) для перевода средних расстояний от случайно выбранной точки до третьей ближайшей особи подроста в численность на 1 га. Они охватывают интервал от 53 штук до 4 млн штук подроста на 1 га. При полевой работе измерения производятся на двух взаимно перпендикулярных лентах, пересекающих выдел, на которых замеряются расстояния от случайных точек до третьего ближайшего растения подроста. После 100—200 измерений рассчитывается среднее расстояние и прямо по таблице определяется численность подроста на 1 га.

В свете приведенных материалов принципиальные рекомендации по проведению учета численности подроста древесных пород сводятся к следующим основным положениям:

а) преимущественное использование учетных площадок малого размера — 1 м² или как максимум 4 м²;

ТАБЛИЦА 6

Определение численности подроста на модельных площадях возобновления дистанционным методом Присола

Фактическая численность объектов	Число промеров	Найденная численность объектов	Отклонение (в процентах)
625	164	650.1	+4.0
1250	83	1350.7	+8.1
2500	41	2660.7	+6.4
5000	82	4761.3	—4.8
10000	41	9731.4	—2.7
20000	121	20022.0	+0.1

ТАБЛИЦА 7

Таблица для определения числа особей подроста на 1 га по среднему расстоянию от случайно выбранной точки до третьей ближайшей особи подроста

Среднее расстояние (в м)	Число особей подроста на 1 га	Среднее расстояние (в м)	Число особей подроста на 1 га	Среднее расстояние (в м)	Число особей подроста на 1 га	Среднее расстояние (в м)	Число особей подроста на 1 га
0.05	4250851	1.05	10289	2.10	2611	4.10	695
0.10	1078624	1.10	9385	2.20	2381	4.20	662
0.15	483574	1.15	8594	2.30	2181	4.30	632
0.20	273693	1.20	7900	2.40	2005	4.40	604
0.25	176004	1.25	7287	2.50	1849	4.50	583
0.30	122703	1.30	6743	2.60	1711	4.60	553
0.35	90448	1.35	6258	2.70	1588	4.70	530
0.40	69448	1.40	5824	2.80	1478	4.80	509
0.45	55011	1.45	5433	2.90	1379	4.90	488
0.50	44660	1.50	5080	3.00	1289	5.00	469
0.55	39984	1.55	4267	3.10	1208	6.00	327
0.60	31135	1.60	4471	3.20	1134	7.00	241
0.65	26575	1.65	4207	3.30	1068	8.00	185
0.70	22951	1.70	3966	3.40	1006	9.00	147
0.75	20022	1.75	3745	3.50	950	10.00	119
0.80	17622	1.80	3542	3.60	899	11.00	99
0.85	15630	1.85	3355	3.70	842	12.00	83
0.90	13959	1.90	3183	3.80	808	13.00	71
0.95	12543	1.95	3023	3.90	767	14.00	61
1.00	11332	2.00	2875	4.00	730	15.00	53

б) размещение учетных площадок на площади возобновления исключительно в случайном порядке;

в) увеличение количества учетных площадок при учете подроста на площадях с малым его обилием;

г) оценка выборочных средних стандартной ошибкой, рассчитанной по способу нормального распределения, несмотря на то что вариационные ряды по численности подроста не соответствуют нормальному статистическому распределению;

д) при публикации материалов по численности подроста, не ограничиваясь указанием средней численности, следует приводить стандартную ошибку, дисперсию и число учетных площадок;

е) следует учитывать перспективность дистанционного метода Присола для оценки численности подроста.

Дальнейшая научно-исследовательская работа должна быть сконцентрирована на установлении закономерностей пространственного размещения особей подроста и типичности узоров их размещения, на нахождении статистического распределения, удовлетворительно описывающего подавляющее большинство вариационных рядов по численности подроста. На смену эмпирическим способам должны прийти теоретически обоснованные методы учета численности подроста древесных пород на площадях возобновления.

ЛИТЕРАТУРА

Бабурин А. А. (1968). О площади выявления травяного покрова и подлеска некоторых лесных формаций. В сб.: Геоморфологические, ландшафтные и биогеохимические исследования в Приамурье. — Бернстейн А. (1968). Справочник статистических решений. — Бузыкин А. И. (1969). К методике учета подроста. В сб.: Возобновление и формирование лесов Сибири. — Бузыкин А. И. и А. В. Побединский. (1963). К вопросу учета подроста и самосева. Тр. Инст. леса и древесины СО АН СССР, 57. — Быков Б. А. (1966). К использованию метода промеров для определения размещения и обилия растений. Бот. ж., 51, 7. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Васин Б. Н. (1970). Распределение Пуассона в биологических исследованиях. Тр. МОИП, отд.

биол., XXXIV. — Гончар М. Т. (1957). Биологические группы подроста в сосновых лесах юга лесостепи. Зап. Харьковск. с.-х. инст., XVI. — Грейг-Смит П. (1967). Количественная экология растений. — Гуман В. В. (1929). Методика изучения естественного возобновления. Зап. лесн. оп. станции с.-х. инст., V, 1. — Данилик В. Н. (1969). Способ быстрого учета подроста. В сб.: Леса Урала и хозяйство в них, 3. — Дылис Н. В. (1969). Структура лесного биогеоценоза. — Злобин Ю. А. (1968). Доминанты в ходе сукцессионных смен растительного сообщества. В сб.: Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ. — Иваненко Б. И. (1947). К методике комплексного исследования лесовосстановительных процессов в горных лесах Крымского заповедника. Научно-метод. зап. Главн. управл. по заповедникам, 9. — Иванова И. Т. (1964). К методике учета естественного возобновления под пологом леса. Сообщ. Дальневост. филиалов СО АН СССР, 23. — Иванюта В. М. (1969). Введение в лесную биометрию. — Ипатов В. С., Т. Н. Тархова и С. Г. Заверюха. (1967). Изменчивость среды в пределах микрогруппировок и некоторые требования ее учета. Вестн. ЛГУ, 3. — Колпиков О. М. (1963). Групповое возобновление сосны на концентрированных вырубках. В сб.: Н.-и. раб. по лесному хоз. Ленингр. н.-и. инст. лесн. хозяйства, 7. — Лакин Г. Ф. (1968). Биометрия. — Леонтьев В. Л. (1952). Развитие подроста и формирование древостоя черного саксаула в пустыне Кара-Кум. Тр. БИН, сер. III. Геоботаника, 8. — Лившиц П. З. и Н. А. Борисова. (1966). К вычислению некоторых характеристик распределения рассеяно и неравномерно произрастающих растений. Растит. ресурсы, 2, 1. — Манько Ю. И. (1959). К методике учета естественного возобновления. Сообщ. Дальневосточн. филиала СО АН СССР, 11. — Манько Ю. И. (1967). Пихтово-еловые леса северного Сихотэ-Алиня. — Маринеску И., Ч. Мойнягу, Г. Никулеску, Н. Ранку, В. Урсяну. (1970). Основы математической статистики и ее применение. — Маслаков Е. А. (1968). К методике учета естественного возобновления. В сб.: Леса Урала и хозяйство в них, 1. — Мегалинский П. Н. (1963). О классификации площадей по успешности естественного возобновления. Лесн. ж., 2. — Начапкин А. А. (1928). К методике типологического исследования лесовозобновления. Тр. по лесн. оп. делу. Сиб. инст. с. х. и лесоводства, 1, 7. — Петров Н. Ф. (1969). Учет сохранившегося подроста и лесоводственная оценка технологии лесосечных работ. В сб.: Возобновление и формирование лесов Сибири. — Побединский А. В. (1962). Изучение лесовосстановительных процессов. — Побединский А. В. (1966). Изучение лесовосстановительных процессов. — Попов Л. В. и В. И. Шубин. (1958). Влияние лесной подстилки на температуру верхнего слоя почвы на вырубках в среднетаежной зоне. Изв. Сиб. отд. АН СССР, 7. — Пятницкий С. С. (1959). Методика исследования естественного семенного возобновления в лесах левобережной лесостепи Украины. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — Романов В. Н. (1962). К методике учета естественного возобновления. В сб. тр. Дальневост. н.-и. инст. лесн. хозяйства, 4. — Сахаров М. И. (1951). Климатическая неоднородность сплошных вырубок в сосняках и ее значение для естественного возобновления сосны. Изв. АН БССР, 3. — Сукачев В. Н., С. В. Зонн и Г. Н. Мотовилов. (1957). Методические указания к изучению типов леса. — Сучков Н. (1968). Совершенствование учета лесных культур. В сб.: Леса Урала и хозяйство в них, 2. — Травников Л. С. (1961). О неоднородности почвенного покрова и методике взятия образцов почвы в лесу для химического анализа. Тр. Воронежск. гос. заповедн., 13. — Усков С. П. (1928). О точности методов обследования естественного возобновления на сплошных лесосеках. Лесн. хозяйство и лесн. промышл., 3. — Федоров А. И. (1958). — Основные вопросы методики изучения естественного возобновления леса. Реф. докл. научн. конф. по рационализ. лесн. хозяйства и агролесомелиорации Казахстана. Алма-Ата. — Федорова А. В., Н. И. Руковская и А. Н. Камилова. (1938). О применении площадок Раункиера при изучении естественного возобновления на сплошных лесосеках в еловых лесах. Сов. бот., 6. — Фрей Т. Э. (1968). Некоторые математические и фитоценологические аспекты изучения характера размещения в фитоценозе. Уч. зап. Тартуск. унив., 211. — Чистяков А. Р. и Е. И. Успенский. (1967). О способах и точности учета хвойного подроста при отводе лесосек. В сб.: Тр. Поволжск. лесотехн. инст., 58, 3. — Archibald E. E. A. (1950). Plant population. II. The estimation of the number of individual per unit area of species in heterogenes populations. Ann. Bot., 5. — Bormann F. H. (1953). The statistical efficiency of sample plot size and shape in forest ecology. Ecology, 34:474—487. — Bormann F. H. a. Buell M. F. (1964). Old-age stand of hemlock-northern hardwood forest in central Vermont. Bull. of the Torrey Bot. Club, 91, 6. — Bradshaw A. D. (1969). An ecologist's viewpoint. Ecol. Aspects Miner. Nutr. Plants. — Catana A. J. (1963). The wandering quarter method of estimating population density. Ecology, 44, 2. — Clapham A. R. (1936). Overdispersion in grassland communitis and the use of statistical methods in plant ecology. J. Ecol., 24, 1. — Cottam G. a. J. T. Curtis. (1949). A method for making rapid surveys of woodlands by means of pairs of randomly selected trees. Ecology, 30, 1. — Cottam G. a. J. T. Curtis. (1956). The use of distance measures in phytosociological sampling. Ecology, 37, 3. — David F. N. a. Moore P. G. (1954). Notes on contagios distribution in plant populations. Ann. Bot. N. S., 69, 18:69. — Frey T. (1967). The patiern field. Изв. АН ЭстССР, XVI, 1 — Haig I. T. (1931). The stocked-quadrat method of sampling reproduction stands. J. of Forestry, 29, 5. — Ker I. W. (1954).

Distribution series arising in quadrat sampling of reproduction. J. of Forestry, 52, 11. — K e r s h a w K. A. (1963). Pattern in vegetation and its causality. Ecology, 44: 377—388. — K e r s h a w K. A. (1964). Quantitive and dynamic ecology. — M o o r e P. G. (1953). A test for non-randomness in plant populations. Ann. of Bot., 17, 65. — P r i e s o l A. (1968). Die Bestandesaufnahme durch Messung der Stammabstände. Zb. vedeck. pràc. lesn. fak. Vysokej ŝkoly lesn. drevarsk. Zyolene, 10, 2. — R a d u S. (1956). Metodica de cercetare a procesului de regenerare naturalâ. Revista pâdurilor, LXXI (8), 2. — S c h m i d t - V o g t H. (1970). Waldbau der Zukunft. Allg. Forstzeitschrift, 25, 8. — S p u r r S. H. (1956). Natural restocking of forests following the 1938 hurricane in cenral new England. Ecology, 37, 3. — W h i t f o r d P. B. (1949). Distribution of woodland plants in relating to succession and clonal growth. Ecology, 30, 2.

Ульяновский
сельскохозяйственный институт.

(Получено 5 II 1971)

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 581.9+582.001.4 (571.65).66

Б. А. Юрцев и Н. Н. Цвелев

НОВЫЕ ТАКСОНЫ ИЗ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

B. A. YURTSEV AND N. N. TSVELYOV. NEW TAXA FROM NORTH-EAST ASIA

Статья содержит латинские диагнозы 5 таксонов, выявленных в ходе обработки флористических сборов Чукотского отряда Полярной экспедиции Ботанического института АН СССР на северо-востоке Азии: 1) род *Claytoniella* Jurtz. (*Portulacaceae*, *Montioideae*), с двумя видами; тип рода *C. vassilievii* (Kuzen.) Jurtz. (*Claytonia vassilievii* Kuzen.) с крайнего северо-востока Азии, второй вид — *C. bostockii* (A. E. Pors.) Jurtz. из верховий р. Юкон (северные Кордильеры); ближайший род — *Montiastrum* (A. Gray) Rydb.; 2) *Festuca brevissima* Jurtz. из гор Чукотки, единственный диплоидный вид из группы *F. brachyphylla* Schult. s. l.; 3) *Poa kolymensis* Tzvel. с гор колымско-охотского водораздела, единственный азиатский вид северокордильерской секции *Epiles* Hitchc., 2n=14; 4) *Chrysosplenium rimosum* Kom. subsp. *dezhnevii* Jurtz. (из района мыса Дежнева; типическая раса — в горах Камчатского полуострова); 5) *Oxytropis deflexa* (Pall.) DC. var. *dezhnevii* Jurtz. с известняков восточной и юго-восточной частей Чукотского полуострова; близок к американским расам этого вида; типичная раса распространена к западу от низовий Колымы.

В ходе флористических исследований Чукотского отряда Полярной экспедиции Ботанического института АН СССР в 1964—1970 гг. на крайнем северо-востоке Азии обнаружен ряд растений, ранее никем не собиравшихся, и уточнено систематическое положение некоторых других растений. Это позволило установить несколько таксонов, новых для науки. В настоящем сообщении публикуются их латинские диагнозы.

1. ***Claytoniella*** Jurtz. gen. nov. — *Claytonia* sect. *Microclaytonia* Kuzen. 1936, Fl. URSS, 6 : 383, descr. ross. (fam. *Portulacaceae* Lindl.). Plantae perennes minutae, caules repentes radicantes epigaeos vel plus minusve subterraneos formantes. Radices omnes adventitiae, tenues, vix ramosae. Caules repentes monopodiales, in parte hibernata tenuiores fragiles, saepius efoliati, ramosi et praeterea caule florifero laterali unico gerentes, in parte annua superiore foliati, foliis alternis, plus minusve distantibus, rosulam terminalem haud formantibus, erectis vel superioribus subpatentibus, utrinque stomatiferis, trinervibus, lineari-oblanceolaribus, subpetiolatis, in vagina membranacea subamplexicauli dilatatis. Caulis floriferus simplex, ascendenti-erectus, folia alterna sessilia angusta, inferiora 2—4 congesta, superiora 1—3 valde remota, gerens. Inflorescentia simplex terminalis pauciflora, floribus (1) 2—5, allogamicis, basi bractea unica lata parallelinervia instructa, pedicellis longis. Sepala 2, persistentia, multinervia, late obovata, capsula longiora. Petala 5, aequilonga, basi connata, 9—14 mm lg., sepalis subtriplo longiora, vix emarginata, alba roseave, unguibus brevibus. Stamina 5, petalis multo breviora, basi eis adnata, antheris oblongis versatilibus extrorsis luteis. Grana polinaria spheroidalia, cum tholi ad 80 mk in diam., pantoru-

gata; rugae inter se omnes connatae, areas plures hexagonas vel partim pentagonas, omnes tholo unico ad 9 mk lg. instructas, praeter apicem tholi laeves, formantes; tholi rotundato-cylindrici cavi, apice spinosi, spinis obtusiusculis. Ovarium obovatum substipitatum, 3-ovulatum, stylo 1, stygmatis 3, linearibus. Capsula matura nitida straminea, valvis 3, triangulari-ovatis, margine involutis, fere ad basin dehiscens. Semina ca 1.7 mm in diam., nigra, nitida, rotundato-reniformia, ab utroque latere plus minusve compressa, ventre dorsoque anguste obtuse cristata, regulariter tuberculata, tuberculis cristae utrinque seriem unicam formantibus, quam tuberculi superficiei lateralis duplo-triplo longioribus.

Typus: *Claytoniella vassilievii* (Kuzen.) Jurtz. comb. nov. — *Claytonia vassilievii* Kuzen. 1936, Fl. URSS 6 : 880 et 383.

Affinitas. Generi *Montiastro* Rydb., cuius speciebus granis pollinariis tholatis panto-rugatis, seminibus cristatis et foliis caulinis alternis similis, proxima est, sed eae sunt plantae annuae (nec perennes caules repentes monopodiales formantes) et, praeterea, caule florifero centrali, plerumque valde ramoso (non laterali, simplice), cymis numerosis, secundis, plus minusve multifloris, floribus 5—10-plo minoribus, autogamicis, petalis inaequalibus, sepala subaequantibus vel eis vix superantibus (non petalis aequalibus, quam sepala subtriplo longioribus), staminibus saepius 3 (non 5), antheris ovatis laterorsis fixis, et ceteris a genere nostro adrupte distinguitur. A genere *Claytonia* L. foliis caulium repentium sterilium rosulam terminalem haud formantibus, foliis caulium floriferorum alternis (non oppositis, binis), granis pollinariis panto-rugatis tholatis, praeter apices tholorum laevibus (non 3-colpatis, scabris granulatisve, tholis nullis), seminibus magis compressis cristatis tuberculatis (nec areolatis, cristo nullo) et ceteris bene distinguitur.

Species 2: 1) *Claytoniella vassilievii* (Kuzen.) Jurtz. e regionibus arcticis alpinisque Asiae boreali-orientalis; 2) *C. bostockii* (A. E. Porsild) Jurtz. comb. nov. (=*Claytonia bostockii* A. E. Porsild, 1951, Nat. Mus. Canada Bull. 121 : 160, pl. 17, *3, 4*) e regione alpina partis boreali-occidentalis Americae septentrionalis.

2. ***Festuca brevissima*** Jurtz. sp. nov. (Sect. *Ovinae* Fr., § *Intravaginales* Hack.). Radices atri-brunnei, ramosi, 0.15—0.30 mm in diam. Caespites densi, basi ad 5 (8) cm in diam., vaginis foliorum emortuorum pallide membranaceis, basi brunneis vel rubescentibus, abunde tunicati, culmis numerosis, cum panicula (2.5) 3—10 (14) cm alt., uninodis, laevibus, sub panicula saepius ± scabris, post anthesi quam folia innovationum plerumque multo longioribus. Innovationes 2—3-phyllae. Vaginae foliorum viridorum innovationum in parte inferiore integrae, 0.6—1.7 mm lg., omnes glabrae, pallide-virides; vagina folii caulini vix inflata, quam lamina multo longior. Ligulae breves ciliatae. Laminae vivae foliorum innovationum glauco-virides, substrictae vel rarius vix arcuatae, (1) 1.5—5 (7) cm lg., setaceae, acutiusculae, siccitate 0.25—0.4 mm in diam., extus praeter apicem laeves, siccando vix angulatae, intus et margine trichomatibus acutis, quam cellulae ceterae epidermidis 4—6-plo longioribus, praeditae, 3-costatae, costis trapezoideis, aequalibus, earundem altitudine quam laminae crassitudo inter costas vix minore, 5-nerves, fasciculis sclerenchymaticis applanatis, plerumque 7, instructae. Panicula depauperata, laxa; spiculae (2) 3—5 (8) in panicula, (2) 3—4 (5)-florae, 5—6 (7) mm lg., atripurpureae vel viridi-violaceae, rarius virides; rami unispiculati, sub anthesi subpatentes, post anthesi saepius sursum oblique directi, subapplanatae, acute biangulati, apice dilatati, sicut rachis, secus angulos solum trichomatibus sparsis densisve tecti vel sublaeves. Palea inferior oblongo-lanceolata, aristata, excluso arista (3) 3.5—4 (4.5) mm lg., laevis vel sub arista solum scabra, nitidula, arista scabra, (0.2) 0.5—1.5 (2.2) mm lg., callo transversim oblongo. Palea superior acute bidentata, carinis in parte superiore trichomatibus acutis, densis, 50—100 mk lg., praeditis. Antherae oblongae, (0.6) 0.7—0.8 (1.1) mm lg. Caryopsis glabra, 2.5 mm lg., 0.8 mm lt. Planta diploida, 2n = 14. Vidi vivam.

Typus: Terra Tschuktschorum occidentalis, ad fontes fl. Anadyr, ad litus meridionale lacus Elgygytgyn (in parte septentrionali montium Anadyren-

sium), in declivio australi-occidentali, in deluvio glareoso andesiti, copiosae, 20 VII 1968, fruct. immat., 2n=14, № K-61, B. Jurtzev, A. Korobkov et I. Levitschev (LE). Cum isotypis numerosis.

Affinitas. A *F. brachyphyllae* Schult. et *F. hyperboreae* Holmen, quibus affinis est, panicula ± laxa (non densa), ramis paniculae sub anthesi subpatentibus, post anthesi saepius sursum oblique directis (non constanter subappressis) et ceteris differt, praeterea, numero somatico chromosomatum diploido, 2n=14 (non hexaploido, 2n=42, nec tetraploido, 2n=28) ab eisdem distinguitur.

Habitat in terra Tschuktschorum nec non in insula Wrangeli in montium summitatibus declivitatibusque siccis glareosis schistosisque.

Паратипы (paratypi). Западная Чукотка. Анюйское нагорье: р. Лев. Яракваам, 10 VII 1965, Б. Юрцев; междуречье р. Лев. Яракваам и руч. Двойного, 20 VII 1965, Б. Юрцев; верховья р. Ергувеем (прит. р. Рау-Чуа), 11 VII 1967, 2n=14, № К-114, А. Коробков, Б. Юрцев. Анадырское нагорье: оз. Эльгыгытгын, 25 VII 1968, А. Коробков, И. Левичев, Б. Юрцев; р. Комариная, 27 VI 1968, В. Петровский, А. Катенин (forma). Центральная Чукотка. Чукотское нагорье: руч. Безымянный (верховья р. Кувет), 21 VIII 1965, Б. Юрцев, В. Петровский; водораздел руч. Умкрыннет и р. Алярмагтын (притоков р. Куэквунь), VII 1966, Б. Юрцев и Л. Максименко; руч. Умкрыннет, 26 VII 1966, 2n=14, № 137, В. Петровский, П. Жукова. О. Врангеля: руч. Ленинградский, 8 VII и 21 VII 1970, В. Петровский и П. Жукова; руч. Крупный, 15 VII и 20 VII 1970, они же; 10 км к NW от бухты Сомнительной, 5 VIII 1965, 2n=14, № 275, П. Жукова, В. Петровский, Б. Юрцев; верховья р. Сомнительной, 29 VII 1970, П. Жукова, В. Петровский; бухта Роджерс, 31 VII 1964, В. Петровский; там же, 4 VIII 1965, Б. Юрцев; там же, р. Наша, 28 VI 1970, 2n=14, № 28, П. Жукова, В. Петровский; там же, 30 VII 1970, они же. Восточная Чукотка. Долина р. Амгуемы: 115 км трассы Эгвекинот—Иультин, 25 VI 1970, А. Катенин, Б. Юрцев; 159 км трассы, 13 VII 1967, В. Петровский. Хр. Искатень: пос. Эгвекинот, 29 VI 1967, 2n=14, № 14, В. Петровский; там же, 1 VIII 1967, 2n=14, № 81, В. Петровский; там же, 8 км трассы на Иультин, 26 VIII 1967, Б. Юрцев; там же, 25 VI 1969, он же; 32 км трассы (перевал), 30 VII 1967, 2n=14, № К-161, А. Коробков, Б. Юрцев; там же, 1 VIII 1967, Б. Юрцев; там же, 2 VIII 1967, Е. Зимарская, А. Коробков, Б. Юрцев; там же, 3 VIII 1967, Т. Воронова, Т. Дервиз; близ оз. Матачингай, 3 VIII 1967, Е. Зимарская, А. Коробков, Б. Юрцев; 57 км трассы, 13 VIII и 15 VIII 1967, Т. Воронова, Т. Дервиз, Е. Зимарская. Чукотский полуостров: при впадении р. Ватамкайваам в р. Эргувеем, 20 VIII 1967, В. Петровский; там же, 1 VII 1970, Б. Юрцев, А. Галанин и др.; там же, 3 VII 1970, они же; устье р. Чегитунь, VII 1971, Б. Юрцев.

3. ***Poa kolymensis*** Tzvel. sp. nova (sect. *Epiles* Hitchc.). Planta 7—25 cm alta, dense caespitosa; culmi laeves vel sub panicula scaberuli, fere ad basin enodes; innovationes numerosae; vaginae glabrae et laeves, foliorum interiorum fere ad apicem integrae; ligulae membranaceae, foliorum innovationum 0.7—2 mm lg., foliorum caulinorum 2—4 mm lg.; laminae 0.6—1.5 mm lt., planae vel complicatae, utrinque scabrae. Paniculae 2—5 cm lg., contractae vel subdiffusae, ramis sat brevibus, scabris; spiculae 4—6 mm lg., 3—5-florae, roseo-violaceo tinctae; rachilla scabra; glumae trinerviae, 2.8—3.8 mm lg.; lemmata 3.5—4.3 mm lg., carinata, glabra, minute scabra, acuta; paleae secus carinas ad basin scabrae; antherae 1.3—1.7 mm lg.

Typus: Prov. Magadan, distr. Chasyn, planities excelsa Kolymensis, «Czernoje ozero», in declivitate schistosa australi-orientali, 25 VII 1969, A. Chochrjakov (LE).

Affinitas. Species distinctissima, ut videtur speciei boreali-americanae — *P. napensis* Beetle e sect. *Epilis* Hitchc. affinis est, sed ligulis longioribus bene differt.

Паратипы (paratypi). Колымское нагорье, 160-й км Центральной трассы, седловина сопки при впадении р. Татынгычан в р. Олу, 940 м, на мелком щебне липарита, 10 IX 1965, В. Петровский, Б. Юрцев; 170-й км трассы, Яблоневый перевал, щебнистый южный склон, 1000 м, 10 IX 1965, они же, 2n=14; 117 км трассы, Карамкенский перевал, 1100 м, куртинно-дриадовая тундра, 11 IX 1965, они же; Ольское базальтовое плато, водораздел р. Олы и р. Херунды (басс. р. Колымы), щебнистые склоны и вершина плато, IX 1970 (серия сборов), А. Галанин, А. Хохряков и Б. Юрцев.

4. ***Chrysosplenium rimosum*** Kom. subsp. ***dezhnevii*** Jurtz. subsp. nov. A subsp. *rimosa* e montibus peninsulae Kamtschatkae statura multo

humiliore (ad 2—3 cm alta), foliis internodiisque multo brevioribus paucioribusque (foliorum petiolis ad 1 (1.5) mm lg., laminis ad 3 mm lg., internodiis caulium ad 4 (5) mm lg.), caulibus floriferis prostratis, apice vix ascendentibus, ad 10 mm lg., foliis et bracteis minus tenuibus (laminarum margine semipellucido nullo), inflorescentia congesta (nec laxa), sepalis quam longitudo latioribus, obtusatis, viridi-purpureis (non ovatis, subacutis, viridibus, basi vix purpurascentibus), antheris pallidis (nec purpureis), filamentis brevioribus, purpureis (nec pallidis, subpellucidis), ovario atripurpureo (nec viridi) differt.

Typus: Pars extremiorientalis peninsulae Tschukotskij; 18 km a promontorio Dezhnevii ad meridiem, in tundra argillosa nivali, 5 VIII 1970, № Ю-163, 2n = 18, fl., B. Jurtzev et J. Kozhevnikov (LE).

E loco unico tantum cognita.

Subspecies nostra in memoriam S. Dezhnevii, Terrae Tschuktschorum extremi-orientali exploratoris primi, nominata est.

5. ***Oxytropis deflexa*** (Pall.) DC. var. ***dezhnevii*** Jurtz. var. nov. — Planta humillima, ad 4—7 cm alta, constanter acaulis, canescens. Stipulae anguste-lanceolatae, albopilosae, rubescentes. Folia 2—4 cm lg., scapis duplo-triplo breviora, petiolis purpureis, 10—12-juga, foliolis minutis, 4 mm lg., lanceolari-ovatis, acutiusculis, canescentibus, subcongestis. Scapi arcuati, ascendentes, purpurascentes, laxe pilosi puberulique, 4—8 cm lg. Racemi 3—5-flori, fructiferi capitati. Bracteae lineari-lanceolares, calycis breviores, sicut pedicelli recurvati intense purpureae, laxe albopilosae, basi dilatatae et margine glandulis subsessilibus decoloratis dense obsitae. Calyx campanulatus, tubo fere ad 3 mm lg., quam dentes lineari-subulati vix longiore, fusco pilosus, sinibus adaxiali lateralibusque inter dentibus quam abaxiales multo latioribus. Corolla ignota. Legumina brevia ovato-ellipsoidea, ca. 1 cm lg., ad 4.5 mm lt., pendula, extus dense fusco pilosa, intus arachneoidea, uniloculata. Semina pauca, olivacea, applanata, 1.2—1.4 mm in diam.

Typus: Peninsulae Tschukotskij pars extremi-orientalis, ad fl. Utaveem, in tundra herboso-dryadosa, in loculis denudatis, in deluvio calcareo-argilloso, 31 VIII 1970, fruct. (2n = 16), B. Jurtzev, J. Kozhevnikov, A. Neczaev (LE). Cum isotypo unico.

Affinitas. Var. *capitata* Boiv. (var. *foliolosa* Barneby p. p.) proxima, sed pubescentia totae plantae maxime conspicua (nec inconspicua) et foliolis minoribus facile distinguitur. A var. *deflexa* habitu abbreviato, numero dimensionibusque foliolorum florumque, praeterea inflorescentia fructiferi capitata pauciflora (non multiflora, valde elongata) et ceteris bene differt.

Habitat in parte extremi-orientali nec non australi-orientali peninsulae Tschukotskij in tundris montanis calcareis siccis.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 14 VI 1971).

УДК 582 : 001.4 : 582.683.2

Т. А. Суслова

НОВЫЙ РОД ИЗ СЕМ. *CRUCIFERAE* JUSS.

С 1 рисунком

T. A. SUSLOVA. NEW GENUS FROM THE FAMILY *CRUCIFERAE* JUSS.

Исследование группы близких высокогорных родов крестоцветных — *Parrya* R. Br., *Desideria* Pamp., *Ermania* Cham. — в связи с их отношением к роду *Christolea* Camb. показало, что род *Ermania* Cham. et Botsch. в данное время должен считаться монотипным. Высокогорные азиатские виды, отнесенные к этому роду (Schulz, 1936; Бочанцев, 1955, 1956), представляют совершенно особую группу, которая выделена нами и описывается как новый род — *Oreoblastus* Suslova.

Высокогорные роды крестоцветных — *Parrya* R. Br., *Desideria* Pamp., *Ermania* Cham., *Christolea* Camb. — неоднократно подвергались критиче-

скому анализу и пересмотру (Schulz, 1936; Jafri, 1955; Буш, 1939; Бочанцев, 1955, 1956; Васильева, 1970), и после каждой обработки видовой состав этих родов и принадлежность того или иного вида к ним изменялись. Исследование этой группы растений показало, что роды, входящие в ее состав, и до настоящего времени остаются критическими и требуют более тщательной обработки с применением дополнительных методов исследования. С этой целью нами и был применен сравнительно-анатомический метод. Интересным в этом отношении оказался род *Ermania* Cham. et Botsch. После обработки Шульца (Schulz, 1936), а позднее В. П. Бочанцева (1955), род с некоторыми изменениями оставался в составе десяти видов: *Ermania parryoides* Cham., *E. flabellata* (Regel) O. E. Schulz, *E. himalayensis* (Camb.) O. E. Schulz, *E. linearis* (Busch) Botsch., *E. incana* (Ovcz.) Botsch., *E. bifaria* Botsch., *E. prolifera* (Maxim.) O. E. Schulz, *E. albiflora* (T. Anders.) O. E. Schulz, *E. stewartii* (T. Anders.) O. E. Schulz, *E. parkeri* O. E. Schulz. В таком составе род имел довольно своеобразный ареал. Девять его видов распространены в высочайших горах Средней и Центральной Азии и только один вид — *Ermania parryoides* (тип рода) — от них оторван и встречается на Чукотском полуострове, Камчатке и северном побережье Охотского моря. Н. А. Буш (1939) даже ликвидировал род *Ermania*, отнеся часть его видов, в том числе и *E. parryoides*, к азиатскому высокогорному роду *Christolea*. Он полагал, что вид *Ch. parryoides* (Cham.) Busch расселился в Арктику из Азии.

Анатомо-морфологические исследования всего доступного нам материала показали, что род *Ermania* Cham. реально существует, но к нему относится собственно один вид — *Ermania parryoides*, а высокогорные азиатские его виды представляют совершенно особую группу. *E. parryoides* имеет голые стручки, расширенные и часто закругленные в верхней части, с полностью отделяющимися при созревании створками, тонкий короткий столбик, с выпукло-дисковидным рыльцем. Цветки у этого вида, как правило, белые или кремовые, чашелистики выпуклые, слегка отклоненные, лепестки с короткими ноготками; медовые железки образуют полное или так называемое общее замкнутое кольцо вокруг всех тычинок; опушение из ветвистых волосков. Обнаружено, что между *Ermania parryoides* и азиатскими видами имеются не только анатомо-морфологические (о чем будет сказано ниже), но и кариологические различия, а именно: у нее основное число хромосом $x=6$, между тем как у азиатского вида, относимого к этому роду, — *E. flabellata* (Regel) O. E. Schulz $x=7$ (Юрцев и Жукова, 1972).

На основании анатомо-морфологических данных группа высокогорных азиатских видов выделяется нами в особый род, описание которого и приводится.

Oreoblastus Suslova gen. nov. (fam. *Cruciferae* Juss., *Matthioleae* Schulz) — *Ermania* Cham. et Botsch. 1956, Бот. ж., 41, 5 : 730, p. p. quoad ssp. Mont. As. Siliquae lineares vel lineari-lanceolatae, planae, nervo medio distincto anastomoses laqueiformes numerosas formante. Valvae pubescentes, rarissime glabrae vel ad suturas tantum pubescentes, maturitate in parte superiore ob anulum continuum robustum e fibres sclerenchymaticis parenchymaticis nullis formatum non discretae. Stigma sessile compresse capitatum, bilobum. Semina uniserialis, exalata. Embryo pleurorrhizus. Flores paniculam non altam bracteolatam, bracteolis saltem in parte inferiore praeditam formantes vel solitariae ex axillis foliorum rosularium exeuntes. Sepala oblonga, erecta, interiora fere sacciformia, decidua. Petala violacea (interdum in sicco virescentia). Glandulae nectariferae ad basin staminum breviorum anuliformes et versus stamina longa processus liberos edentes. Herbae perennes montium altorum Asiae, pilis simplicibus interdum bipartitis immixtis tectae. Numerus basicus chromosomatum $x=7$.

Typus generis: *Oreoblastus flabellatus* (Regel) Suslova. Area geographica: Pamiro-Alaj, Tjan-Schan, Tibet, montes Himalaici, 3200—5700 m. s. m.

A f f i n i t a s. Genus *Ermania* Cham. morphologice vix simile, sed stigmate bilobo sessili (nec stylo praedito, capitato, integro), pilis simplicibus et bipartitis (nec ramosis), glandulis nectariferis semper a staminibus longis liberis (nec ad basin staminum anuliformibus), septo siliquae et spermodermate aliter constructis, numero choromasomatum x=7 (nec x=6, ut in *Ermania parryoides* Cham.) differt.

A *Christolea* Camb. embryone pleurorrhizo (nec notorrhizo), seminibus uniseriatis, non mucosis (nec biseriatis vel subbiseriatis mucosis) necnon structura spermodermatis differt.

A *Desideria* Pamp. sepalis liberis (nec connatis), calyce deciduo (nec fructificatione persistente), siliguis septatis (nec septo destitutis) necnon spermodermatis structura distat.

Стручки линейные или линейно-ланцетные, плоские, с ясной срединной жилкой, дающей многочисленные петлевидные анастомозы. Створки опушенные, очень редко голые или опушены только по швам. При созревании плодов створки в верхней части не отделяются друг от друга вследствие того, что здесь образуется сплошное мощное кольцо механических (склеренхимных) волокон без паренхимных прослоек. Рыльце сидячее, сжато-головчатое, двулопастное. Семена однорядные, бескрылые. Зародыш краекорешковый. Цветки в невысоком метельчатом соцветии с прицветничками хотя бы в нижней части или одиночные, выходящие из пазух розеточных листьев. Чашелистики продолговатые, прямостоящие, внутренние слегка мешковидные, опадающие. Лепестки фиолетовые (иногда в сухом состоянии зеленеющие). Медовые железки замкнутые вокруг коротких тычинок и дают свободные отростки в сторону длинных тычинок. Многолетние травянистые растения высокогорий Азии, опушенные простыми, иногда с примесью двураздельных, волосками. Основное число хромосом x=7.

Т и п р о д а: *Oreoblastus flabellatus* (Regel) Suslova.

Г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е: Памиро-Алай, Тянь-Шань, Тибет, Гималаи от 3200 до 5700 м над ур. м.

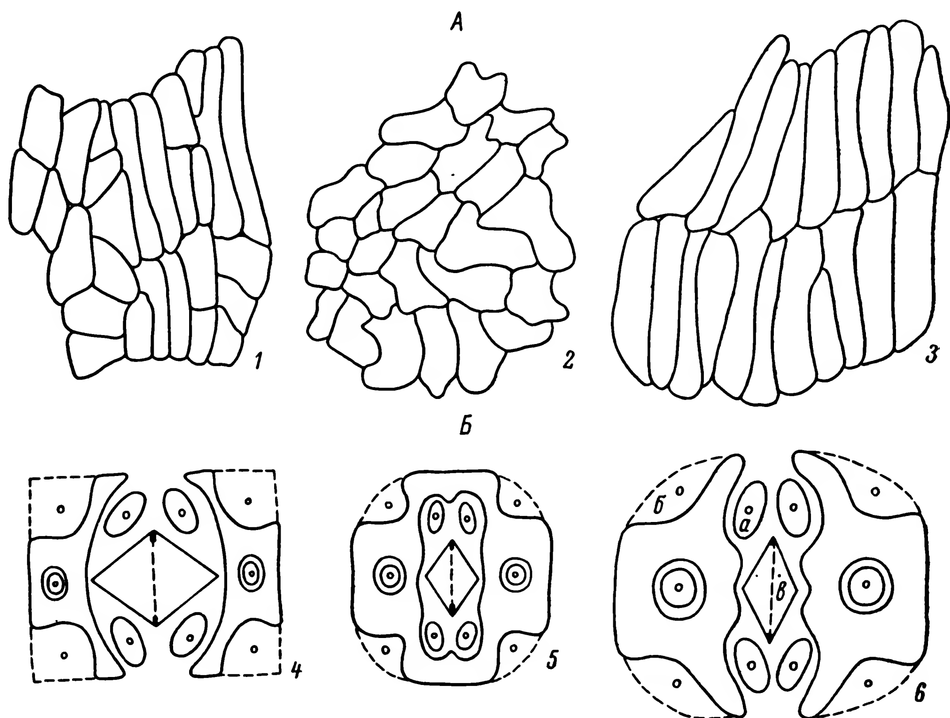
Группа высокогорных крестоцветных, выделенная нами в новый род, всегда занимала сомнительное положение среди близких родов. Об этом свидетельствует и синонимика этих видов (см. ниже). Такое положение дела не случайно, так как описываемый род обнаруживает интересные отношения к нескольким высокогорным родам. Интересно отметить, что род *Oreoblastus* обладает целым набором признаков, которые своеобразно группируются затем и у этих родов, и как бы занимает центральное положение по отношению к *Christolea* Camb., *Parrya* R. Br., *Desideria* Pamp.

Новый род имеет незначительное морфологическое сходство с родом *Ermania* Cham. и хорошо отличается опушенными плодами, двулопастным сидячим (а не выпукло-дисковидным, на столбике) рыльцем, простыми и двураздельными (а не ветвистыми) волосками, нектарниками, всегда свободными со стороны длинных тычинок (а не общезамкнутыми, кольцеобразными) (см. рисунок, *4, 5*). Нужно отметить, что, несмотря на видовые различия нектарников, общий план их строения является определенным и хорошим отличительным признаком нового рода. Отличается новый род и строением эпидермиса перегородки плода. У *Ermania parryoides* эпидермис состоит из сравнительно мелких, изодиаметрических, слегка угловатых или округлых клеток, а у видов рода *Oreoblastus* клетки эпидермиса удлиненные, параллельные (*1, 2*). Отличаются они, наконец, и числом хромосом. У нового рода x=7 (у *E. parryoides* x=6).

От рода *Christolea* Camb. описываемый род отличается краекорешковым (а не спиннокорешковым) зародышем, однорядными неослизняющимися (а не двурядными, или почти двурядными, ослизняющимися) семенами. Кроме того, достаточно хорошо различаются эти роды и строением спермодермы.

У видов рода *Christolea* в зрелом семени сохраняется лишь наружный интегумент, состоящий из двух слоев — наружной и внутренней эпидермы, а внутренний интегумент полностью редуцирован или представлен остат-

ками смятых облитерированных клеток лишь внутренней эпидермы. Иного строения и наружная (верхняя) эпидерма, на которой развиваются слизевые выросты-сосочки булавовидной формы. У видов же рода *Oreoblastus* в спермодерме сохраняются обычно три слоя — наружная и внутренняя эпидерма наружного интегумента и внутренняя эпидерма внутреннего интегумента. На наружной эпидерме выростов обычно нет, но часто развиваются небольшие округлые сосочковидные выпячивания, которые иногда, например у *O. linearis* (Busch) Susl., хорошо развиты, но при этом сильно отличаются отсутствием слизи внутри полости. Виды родов *Oreoblastus* и *Christolea* имеют значительные морфологические различия, но в некоторых анатомо-морфологических чертах они проявляют опре-



Строение эпидермиса перегородки плода (*А*) и нектарников (схема *Б*) у изучавшихся видов *Cruciferae.*

1 — *Oreoblastus flabellatus* (Regel) Suslova; 2 — *Ermania parryoides* Cham.; 3 — *Christolea crassifolia* Camb.; 4 — *Oreoblastus flabellatus*; 5 — *Ermania parryoides*; 6 — *Christolea crassifolia*. *а* — основание тычинок; *б* — основание лепестков; *в* — основание завязи.

деленное сходство. Выяснилось, что у них один и тот же тип нектарников (*4, 6*) и сходное строение эпидермиса перегородки плода (*1, 3*), но по строению спермодермы, анатомии черешков, междоузлий они хорошо различаются.

От интересного высокогорного рода *Desideria* Pamp. новый род хорошо отличается раздельными (а не сросшимися) чашелистиками, опадающей (а не сохраняющейся при плодах) чашечкой, плодами, имеющими полную перегородку (а не лишенными ее), строением нектарников, которые у *Desideria* Pamp. не только срастаются в кольцо, но при этом выросты боковых нектарников, кроме длинных тычинок, слегка охватывают и основания лепестков. Сильно отличаются они и строением спермодермы. У *Desideria* сохраняются все четыре слоя интегументов, а верхняя эпидерма имеет крупные сосочки, полости которых часто заполнены содержимым серого цвета.

Таким образом, сравнение *Oreoblastus* с близкими к нему родами показывает, что это несомненно новый род, обладающий хорошими отличительными признаками. В то же время по отношению к целой группе родов он занимает явно центральное положение, так как обладает той совокуп-

ностью признаков, частные комбинации которых свойственны родам *Christolea, Parrya, Ermania, Desideria.*

К новому роду, по-видимому, следует отнести восемь видов. Из этого числа на территории СССР встречается три — *Oreoblastus flabellatus* (Regel) Suslova, *O. linearis* (Busch) Suslova, *O. incanus* (Ovcz.) Suslova, остальные — *O. himalayensis* (Camb.) Suslova, *O. proliferus* (Maxim.) Suslova, *O. bifarius* (Botsch.) Suslova, *O. stewartii* (T. Anders.) Suslova, *O. parkeri* (O. E. Schulz) Suslova — в горах Центральной Азии и Гималаях.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *OREOBLASTUS* SUSLOVA

1. Растения опушены только простыми волосками . . . . 2.
\+ Растения опушены двураздельными (вильчатыми) с примесью простых, волосками . . . . 6.
2. Цветки по одному в пазухах верхних листьев розетки, в числе 5—10, фиолетовые. Стручки опушены по створкам и рамке перегородки . . . . 5. *Oreoblastus proliferus* (Maxim.) Suslova.
\+ Цветки собраны в верхушечное соцветие . . . . 3.
3. Стручки линейные . . . . 4.
\+ Стручки линейно-ланцетные, 25—35 мм дл., 2.5—3 мм шир. Чашелистики 6—8 мм дл., лепестки около 15 мм дл. Листья лопастные или вееровидно-надрезанно-зубчатые . . . . 1. *Oreoblastus flabellatus* (Regel) Suslova.
4. Чашелистики с бородкой длинных волосков у верхушки, лепестки 4.5—8 мм дл., белые, часто с пурпурным основанием. Листья цельнокрайние . . . 8. *Oreoblastus parkeri* (O. E. Schulz) Suslova.
\+ Чашелистики без бородки длинных волосков у верхушки . . . . 5.
5. Стручки 25—30 мм дл., 4.5 мм шир. Чашелистики 2.7—4 мм дл., лепестки 5.5—8 мм дл. Прикорневые листья широколопатчатые, тупо 3—5-зубчатые . . . . 2. *Oreoblastus himalayensis* (Camb.) Suslova.
\+ Стручки 20—25 мм дл., 1—1.5 мм шир. Чашелистики 2.5—3 мм дл., лепестки 5—5.5 мм дл. Прикорневые листья узко лопатовидные, на верхушке тупо 3-зубчатые или цельные . . . . 3. *Oreoblastus linearis* (Busch) Suslova.
6. Цветоносы отсутствуют. Лепестки фиолетовые, на верхушке с выемкой, 7—8 мм дл. Стручки опушены только по швам плода . . . . 6. *Oreoblastus bifarius* (Botsch.) Suslova.
\+ Цветоносы хорошо развиты . . . . 7.
7. Стручки голые, 25—35 мм дл., 3—4 мм шир. Чашелистики 2.5—2.8 мм дл., лепестки 4.5—5.5 мм дл. Листья на верхушке тупо 3—5-зубчатые . . . . 7. *Oreoblastus stewartii* (T. Anders.) Suslova.
\+ Стручки опушенные, 35—55 мм дл., 2.5—3 мм шир. Чашелистики 9—10 мм дл., лепестки 17—18 мм дл. Листья седые от войлочного опушения, на верхушке остро трехзубчатые . . . . 4. *Oreoblastus incanus* (Ovcz.) Suslova.

1. *Oreoblastus flabellatus* (Regel) Suslova comb. nov. — *Parrya flabellata* Regel 1870, Bull. Soc. Nat. Mosc. 63, 2 : 261; О. Федч. 1903, Тр. Петерб. бот. сада 21 : 263; 1909, 28 : 462; 1915, 31 : 447; О. и Б. Федч. 1906, Переч. раст. Турк. 1 : 35; Минквиц 1917, Тр. почв. бот. эксп. 2, раст. Турк. 1 : 154. — *Parrya himalayensis* Rupr. 1869, Mem. Acad. Sci. Petersb. 7 ser., 14, 4 : 39, p. p. quoad plantas Maxim. 1889, Fl. Tangut. 1 : 343. — *Ermania flabellata* (Regel) O. E. Schulz 1933, Engl. Bot. Jahrb. 66 : 98; Боч. 1955, Бот. мат. (Ленинград) 17 : 165; Боч. 1956, Бот. ж., 41, 5 : 730; Rech. f. 1958, Symb. Afgh. 4 : 37; Иконн. 1963, Опред. раст. Памира: 139. — *Christolea flabellata* (Regel) N. Busch 1939, Фл. СССР 8 : 330, tab. 15, f. 1; Ник. 1955, Фл. Кирг. 6 : 237; Jafri 1955, Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 22, 1 : 52.

Вид, объединяющий в себе все основные черты рода *Oreoblastus*, поэтому выделен нами как его тип. Хорошо отличается от остальных видов крупными цветками и вееровидно-надрезанными листьями. Следует ска-

зать, что *Parrya ramosissima* Franch., тип которой я видела, отнесенная В. П. Бочанцевым (1955) в синонимы этого вида, является не чем иным, как *Christolea crassifolia* Camb.

Географическое распространение: СССР (Тянь-Шань, Памиро-Алай), Китай (Кашгария).

Тип хранится в Ленинграде (LE!).

2. *Oreoblastus himalayensis* (Camb.) Suslova comb. nov. — *Cheiranthus himalayensis* Camb. 1844, Jacquem. Voy. Bot. 4 : 14, 1844, Atlas, tab. 13; Hooker 1872, Fl. Brit. Ind. 1 : 132. — *Cheiranthus himalaicus* Hook. f. ef Thoms. 1861, Journ. Linn. Soc. 5 : 137. — *Parrya himalayensis* Rupr. 1869, l. c.: 39 p. p.; Maxim. 1889, l. c.: 57. — *Ermania himalayensis* (Camb.) O. E. Schulz 1927, Notzb. Bot. Gad. Berlin. 9, 90 : 1080; Pamp. 1930, Fl. Caracor., Spediz. Ital. de Filippi ser. 2, 10 : 125; Боч. 1955, цит. соч.: 165. — *Christolea himalayensis* (Camb.) Jafri 1955, l. c.: 59.

Desideria mirabilis Pamp., поставленная в синонимы этого вида (Schulz, l. c.; Бочанцев, цит. соч.), является членом вполне самостоятельного и очень интересного высокогорного рода *Desideria* Pamp. и не может быть отождествлена с *O. himalayensis*.

Вид, сходный с *O. flabellatus*, но отличается более мелкими цветками и прицветничками, имеющимися даже у верхних цветков, а от *O. linearis*, с которым его часто смешивают, хорошо отличается широкими линейными стручками.

Географическое распространение: Тибет, Каракорум, Гималаи (Сикким).

Тип хранится в Кью (K!).

3. *Oreoblastus linearis* (Busch) Suslova comb. nov. — *Christolea linearis* N. Busch 1939, Фл. СССР 8 : 636, 331, tab. 15, f. 4. — *Ermania himalayensis* auct. non O. E. Schulz, 1927. — *Ermania linearis* (Busch) Botsch. 1955, цит. соч.: 166, Иконн. 1963, цит. соч.: 139.

Географическое распространение: на территории СССР (Памир), Кашгария (хр. Сарыкол), Зап. Тибет, Каракорум, Гималаи (Кашмир, Ладак).

Тип хранится в Ленинграде (LE!).

4. *Oreoblastus incanus* (Ovcz.) Suslova comb. nov. — *Christolea incana* Ovcz. 1941, Сов. бот. 1—2 : 151. — *Ermania incana* (Ovcz.) Botsch. 1955, цит. соч.: 164; Иконн. 1963, цит. соч.: 139.

Географическое распространение: СССР (Памиро-Алай: хребты Петра I, Заалайский, Дарвазский, Шугнанский, Ванчский).

Тип хранится в Ленинграде (LE!).

5. *Oreoblastus proliferus* (Maxim.) Suslova comb. nov. — *Parrya prolifera* Maxim. 1889, l. c.: 56, tab. 27, f. 1—15. — *Ermania prolifera* (Maxim.) O. E. Schulz 1933, l. c.: 98; Боч. 1955, цит. соч.: 164. — *Christolea prolifera* (Maxim.) Ovcz. 1941, цит. соч. 151. — *Christolea prolifera* (Maxim.) Jafri 1955, l. c.: 53.

Весьма своеобразный вид. Впервые описан по сборам Пржевальского и ошибочно отнесен Максимовичем (l. c.) в выделенную Рупрехтом (l. c.) секцию «*Oreolachnem*» Rupr. рода *Parrya*, позднее же перенесен Шульцем (l. c.) в род *Ermania* Cham. В отличие от видов с простым опушением не имеет цветочной стрелки, а его одиночные цветки находятся в пазухах листьев розетки.

Географическое распространение: известен лишь из Тибета.

Тип хранится в Ленинграде (LE!).

6. *Oreoblastus bifarius* (Botsch.) Suslova comb. nov. — *Ermania bifaria* Botsch. 1955, цит. соч.: 164.

От сходного вида *O. incanus* хорошо отличается отсутствием цветочной стрелки, а от *O. proliferus* — голыми створками стручков.

Географическое распространение: Китай (Куэнь-Лунь, хр. Гумбольдта).

Тип хранится в Ленинграде (LE!).

7. *Oreoblastus stewartii* (T. Anders.) Suslova comb. nov. — *Cheiranthus stewartii* T. Anders. 1872 in Hooker Fl. Brit. Ind. 1 : 132; Pamp. 1930, l. c. : 125. — *Ermania stewartii* (T. Anders.) O. E. Schulz 1933, l. c. : 98; Боч. 1955, цит. соч.: 166. — *Christolea stewartii* (T. Anders.) Jafri 1955, l. c.: 58.

Вид внешне похожий на *O. linearis*, но хорошо отличается от него голыми и более широкими линейно-ланцетными стручками, а также опушением из двураздельных волосков и строением эпидермиса перегородки плода. Нуждается в дополнительном исследовании.

Географическое распространение: Тибет, Каракорум и Гималаи (Кашмир, Ладак).

Тип хранится в Кью (K!).

8. *Oreoblastus parkeri* (O. E. Schulz) Suslova comb. nov. — *Ermania parkeri* O. E. Schulz 1933, Fedde Repert. sp. nov. 31 : 333; Боч. 1955. цит. соч.: 166. — *Christolea parkeri* (O. E. Schulz) Jafri 1955, l. c.: 55.

На наш взгляд, самостоятельность этого вида весьма сомнительна, и только отсутствие материала не позволяет сделать окончательные выводы. Судя по диагнозу Шульца, он очень незначительно отличается от *O. linearis*. Так, например, автор отмечает, что у *Ermania parkeri* цельнокрайние листья и белые цветки, но нужно отметить, что в популяциях *O. linearis* довольно часто встречаются экземпляры с цельнокрайними листьями, а белые цветки могли быть результатом выцветания розоватых бледно-фиолетовых цветков.

Географическое распространение: Гималаи (Кашмир, Ладак), Каракорум.

Тип хранится, по-видимому, в Кью.

Необходимо сказать, что мы не включаем в состав нового рода тибетский вид *Ermania albiflora* (T. Anders.) O. E. Schulz, так как отсутствие достаточного материала не дает нам права с полной уверенностью судить о его принадлежности к роду *Oreoblastus* Susl. К тому же он имеет звездчатое опушение, не свойственное видам этого рода. *Christolea scaposa* Jafri, — по-видимому, ошибочно описанный вид (Jafri, 1955). При исследовании его типового экземпляра, любезно присланного из Кью, оказалось, что это растение имеет сросшиеся чашелистики, остающуюся при плодах чашечку, а также плоды, лишенные перегородки, т. е. признаки, характерные для *Desideria mirabilis* Pamp.

ЛИТЕРАТУРА

Бочанцев В. П. (1955). Критические заметки о крестоцветных, I—IV. Бот. матер. герб. Бот. инст. АН СССР, 17. — Бочанцев В. П. (1956). S. M. K. Jafri. *Christolea* (рецензия). Бот. ж., 41, 5. — Буш Н. А. (1939). *Cruciferae*. Флора СССР, 8. — Васильева А. Н. (1970). Род *Parrya* R. Br. Средней Азии и Казахстана. Автореф. диссерт. — Юрцев Б. А. и П. Г. Жукова. (1972). Цитотаксономическая характеристика эндемичных растений горного Северо-Востока Азии. Бот. ж., 57, 1. — Jafri S. M. K. (1955). *Christolea*: with special reference to the species in N. W. Himalayas, W. Pakistan and Afganistan. Not. Roy. Bot. Gard. Edinb., 22, 1. — Schulz O. E. (1936). *Cruciferae*. In: A. Engler u. K. Prantl, Die natürlich. Pflanzenfam., 2 Aufl., 17B.

Ленинградский
государственный педагогический
институт
им. А. И. Герцена.

СООБЩЕНИЯ

УДК 579 : 576.8.093.3 : 582.232(575.4)

Ш. И. Коган и В. Е. Язкулиева

КОЛЛЕКЦИЯ КУЛЬТУР АЗОТФИКСИРУЮЩИХ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ ИНСТИТУТА БОТАНИКИ АН ТУРКМЕНСКОЙ ССР

SH. I. KOGAN AND V. E. YAZKULIEVA. COLLECTION OF CULTURES OF NITROGEN-FIXING BLUE-GREEN ALGAE IN THE INSTITUTE OF BOTANY OF THE ACADEMY OF SCIENCES OF TURKMENIAN S. S. R.

Описывается коллекция культур азотфиксирующих синезеленых водорослей, содержащая 56 штаммов. Приводятся данные о составе и состоянии коллекции и условиях культивирования водорослей. В коллекции имеется несколько новых, эндемичных для Туркмении видов.

При изучении водорослей в культурах необходимо постоянно иметь под рукой исходные штаммы в живом виде, а следовательно возникает необходимость длительно хранить культуры. Наша небольшая коллекция, насчитывающая 14 видов азотфиксирующих синезеленых водорослей, вначале служила удовлетворению потребностей самой лаборатории альгологии. Однако вскоре после опубликования данных о некоторых азотфиксирующих синезеленых водорослях Туркменской ССР (Коган, 1966, 1967а, 1967б) к нам стали поступать просьбы от научно-исследовательских учреждений о представлении им отдельных культур для использования в качестве объектов массового культивирования или для различных лабораторных исследований. Таким образом, коллекция уже вышла за рамки нашей лаборатории и по мере дальнейшего роста сможет обслуживать и других специалистов-альгологов.

Коллекция включает 56 штаммов и состоит только из синезеленых, причем все штаммы проверены на способность к фиксации атмосферного азота. В литературе мы не нашли сведений о подобных специализированных коллекциях культур водорослей. Так, крупнейшая коллекция университета Индианы (Starr, 1964), включающая около 1000 штаммов, содержит 56 штаммов синезеленых (из них определено до вида только 38), среди которых только 8 азотфиксирующих видов; в коллекции Биологического института Ленинградского университета (Громов, 1965) имеется 29 штаммов синезеленых, из них азотфиксирующих видов 7; коллекция Карлова университета в Праге (Fott a. Trankova, 1964) содержит всего 2 вида синезеленых. Все входящие в нашу коллекцию штаммы выделены нами из различных водоемов и вневодных местообитаний Туркменской ССР. Коллекция включает в том числе несколько новых видов, являющихся, по-видимому, эндемиками Туркменской ССР.

Культивирование водорослей производится в медицинских шкафах, оборудованных люминесцентными лампами. Освещение — 8 часов в сутки интенсивностью до 2.5 тысяч люкс. Температура в шкафах на несколько градусов выше комнатной, летом поднимается до 37—38°.

Номер штамма	Вид	Откуда выделен штамм
А-74	*Nostoc linckia* (Roth) Born. et Flah.	Оз. Часкак на Каракумском канале. Планктон.
87	Он же	Верховье Ташкепринского водохранилища. Планктон.
750	» »	Хаузханское водохранилище на Каракумском канале. Планктон.
933	» »	Каракумский канал в районе г. Ашхабада. Планктон.
90	» »	Оз. Б. Делили в дельте р. Атрек. Планктон.
А-22	» »	Р. Мургаб. Планктон.
А-25	» »	Рыбхоз Карамет-Нияз на Каракумском канале. Пруд № 1. Планктон.
А-243	» »	Оз. Катта-Куль в предгорьях Кугитанг-тау. Планктон.
А-31	» »	Рыбхоз Карамет-Нияз на Каракумском канале. Пруд № 3. Планктон.
141	» »	Термальный источник Арчман. Ил.
Ч. 387	» »	У дороги из Карлюка на Чаршанга. Такыр.
130	*Nostoc spongeaeforme* Ag.	3-е Гиндукушское водохранилище. Планктон.
20	Он же	Оз. М. Делили в дельте р. Атрек. Планктон.
А-298	» »	Иолотанское водохранилище. Планктон.
А-236	» »	Пески Кум-Сапшен в сев.-зап. Туркмении. Гипсированный такыр.
66	» »	Марыйский район. Рисовые поля.
248	*Nostoc calcicola* Bréb.	Куртлинское водохранилище близ Ашхабада. Планктон.
А-29	Он же	Оз. Шор-Куль в Кугитанг-тау. Планктон.
А-203	» »	Восточное водохранилище близ Ашхабада. Планктон.
А-51	*Nostoc copiosum* Kog. et Jas.	Оз. Шор-Куль в Кугитанг-тау. Планктон.
А-311	Он же	3-е Гиндукушское водохранилище. Планктон.
163	» »	Куртлинское водохранилище близ Ашхабада. Планктон.
А-49	*Nostoc paludosum* Kütz.	Рыбхоз Карамет-Нияз на Каракумском канале. Пруд № 12. Планктон.
А-980	Он же	Рыбхоз Карамет-Нияз на Каракумском канале. Пруд № 1. Планктон.
А-15	» »	Оз. Часкак на Каракумском канале. Планктон.
А-216	» »	Хаузханское водохранилище на Каракумском канале. Планктон.
А-202	» »	Куртлинское водохранилище близ Ашхабада. Планктон.
247	» »	Султанбентское водохранилище. Планктон.
А-186	» »	Оз. Кара-Тегелек, Зап. Узбой. Планктон.
А-238	» »	Р. Сумбар близ с. Махтум-Кала. Планктон.
А-178	» »	Каракумский канал в районе Ашхабада. Планктон.
А-232	» »	Восточное водохранилище в районе г. Ашхабада. Планктон.
А-327	» »	Сарыкамышское озеро. Планктон.
Ч. 276	» »	Родник Ходжа-Аксор в Кугитанг-тау. Ил с заболоченных мест.
Ч. 166	» »	Ст. Гяурс на подгорной равнине Копетдага. Ил из лужи.
200	» »	Аул Куруждей, Каракалинский район. Ил из родника.
А-104	» »	Родник Байлар в Тутлы-Кала, Каракалинский район. Ил у берега.
А-39	» »	Оз. Кара-Шор на Каракумском канале. Ил.
52	» »	Оз. М. Делили в дельте р. Атрек. Ил.
181	» »	Родник Депме, Южн. Устюрт. Ил.
Ч. 415	» »	Р. Ай-Дере у водопада Сапар-Бахар, Каракалинский район. Ил.
565	» »	По дороге из Захмета на Байрам-Али. Такырные корочки.
68	*Nostoc punctiforme* (Kütz.) Hariot.	Марыйский район. Рисовые поля.

Номер штамма	Вид	Откуда выделен штамм
А-13	*Anabaena robusta* Kog. et Jaz.	Оз. М. Делили в дельте р. Атрек. Ил.
54	*Anabaena karakumica* Kog.	Каракумский канал в районе Ашхабада. Планктон.
А-305	*Anabaenopsis intermedia* Kog.	Каракумский канал в районе Ашхабада. Планктон.
Ч. 463	*Cylindrospermum muscicola* Kütz.	Рыбхоз Карамет-Нияз на Каракумском канале. Пруд № 1. Ил.
Ч. 432	Он же	По дороге на Кара-Богаз-Гол. Песчаная почва.
60	» »	Колхоз им. 22 партсъезда, Теджeнский район. Такыровидно-луговая почва хлопкового поля.
61	» »	Южный Устюрт, в 60 км к востоку от колодца Казахлы. Почва под биюргунником.
29	» »	Сев. берег залива Кара-Богаз-Гол. Почва под полынно-тетырной формацией.
Ч. 307	*Tolypothrix tenuis* Kütz.	Оз. Кара-Шор на Каракумском канале. Ил.
Ч. 437	Он же	Пески Чильмамед-Кум. Песок.
67	*Calothrix elenkinii* Kossinsk.	Марыйский район. Рисовые поля.
236	*Calothrix* sp.	Южный Устюрт, в 3 км к востоку от колодца Казахлы. Тяжелая глинистая почва.
78	*Gloeotrichia murgabica* Kog. et Jaz.	3-е Гиндукушское водохранилище. Прибрежный ил.

Все культуры альгологически чистые и являются популяциями. Штаммы под порядковыми номерами 13 и 49 были выделены Р. А. Османовой, остальные выделены авторами статьи. Для культивирования употребляется среда М (Таха, 1963) следующего состава (в граммах на 1 л дистиллированной воды): K_2HPO_4 — 0.04; $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ — 0.25; $NaHCO_3$ — 0.2; $CaCl_2 \cdot 6H_2O$ — 0.0238; $Fe_2(SO_4)_3$ — 0.02; цитрат натрия — 0.165; микроэлементы — 1 мл; pH среды 7.2—7.4. Почти все культуры хранятся в пробирках на агаризованной среде (1.5% агара). Некоторые виды, выделенные из планктона, вначале плохо росли (или совсем не росли) на твердых средах, но постепенно их удалось «приучить». Только один вид, *Anabaenopsis intermedia,* до сих пор не растет на агаризованной среде. Его приходится выращивать в колбах в жидкой среде. Пересевы производятся по мере высыхания агара или обесцвечивания культуры в среднем через 1.5—2 месяца, летом несколько чаще.

Выше дается перечень культур, хранящихся в лаборатории альгологии Института ботаники АН ТуркмССР (56 штаммов).

ЛИТЕРАТУРА

Громов Б. В. (1965). Коллекция культур водорослей Биологического института Ленинградского университета. Тр. Петергофск. биол. инст. ЛГУ, 19. — Коган Ш. И. (1966). Азотфиксирующие синезеленые водоросли из водоемов и почв Южной Туркмении. ИАН ТССР, сер. биол. наук, 3. — Коган Ш. И. (1967а). Азотфиксирующие синезеленые водоросли Туркменской ССР. В кн.: Современное состояние и перспективы изучения почвенных водорослей в СССР. Тр. Кировск. с.-х. инст., 24, 40. — Коган Ш. И. (1967б). Новые виды планктонных синезеленых водорослей родов *Anabaena*, *Anabaenopsis* и *Raphidiopsis* из Каракумского канала (Туркменская ССР). Новости систематики низших растений. — Таха М. С. (1963). Влияние концентрации различных компонентов среды на рост и азотфиксацию синезеленых водорослей. Микробиология, 33, 3. — Fott B. a. E. Trankova. (1964). List of species in the culture collection of *Algae* at the Departament of Botany of Charles University. Acta Univ. Carolinae, Biol. vol., 2. — Starr R. C. (1964). The Culture Collection of *Algae* at Indiana University. Amer. J. Bot., 51, 9.

Институт ботаники
Академии наук
Туркменской ССР.

УДК 577.74 : 58 : 581.526.45(470.23)

А. О. Джалилова, В. П. Кириллова, Т. В. Павлова
и В. М. Понятовская

РАЗЛОЖЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОЙ МАССЫ НА СУХОДОЛЬНЫХ ЛУГАХ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ. II.

С 1 рисунком

A. O. JALILOVA, V. P. KIRILLOVA, T. V. PAVLOVA AND V. M. PONYATOVSKAYA. DECOMPOSITION OF VEGETATIVE MASS IN DRY MEADOWS OF LENINGRAD DISTRICT. II.

Проводились наблюдения над ритмом и интенсивностью разложения растительной массы на мелкозлаково-разнотравных лугах Северо-Запада лесной зоны Ленинградской области (Карельский перешеек). Отмершая надземная масса *Alopecurus pratensis*, *Alchimilla monticola* и *Trifolium pratense* закладывалась в капроновых мешочках в ненарушенный травостой. Степень разложения материала определялась по изменению веса образцов. Параллельно учитывалась последовательность смены видового состава грибов на разлагающемся субстрате. Значение беспозвоночных животных в разрушении и разложении растительной массы на лугах выяснялась в специальных опытах с внесением нафталина.

В предыдущем сообщении (Мирошниченко, Павлова и др., 1972) кратко охарактеризованы особенности разложения надземных и подземных частей некоторых групп луговых доминирующих растений. Дальнейшее развитие работ по изучению разложения растительной массы на лугах стационара Ботанического института им. В. Л. Комарова в Отрадном состояло в исследовании скорости и круглогодичного ритма этого процесса, а также в выяснении участия в нем сапрофитов (детритная цепь в общем продукционном процессе всей эколого-биологической системы луга).

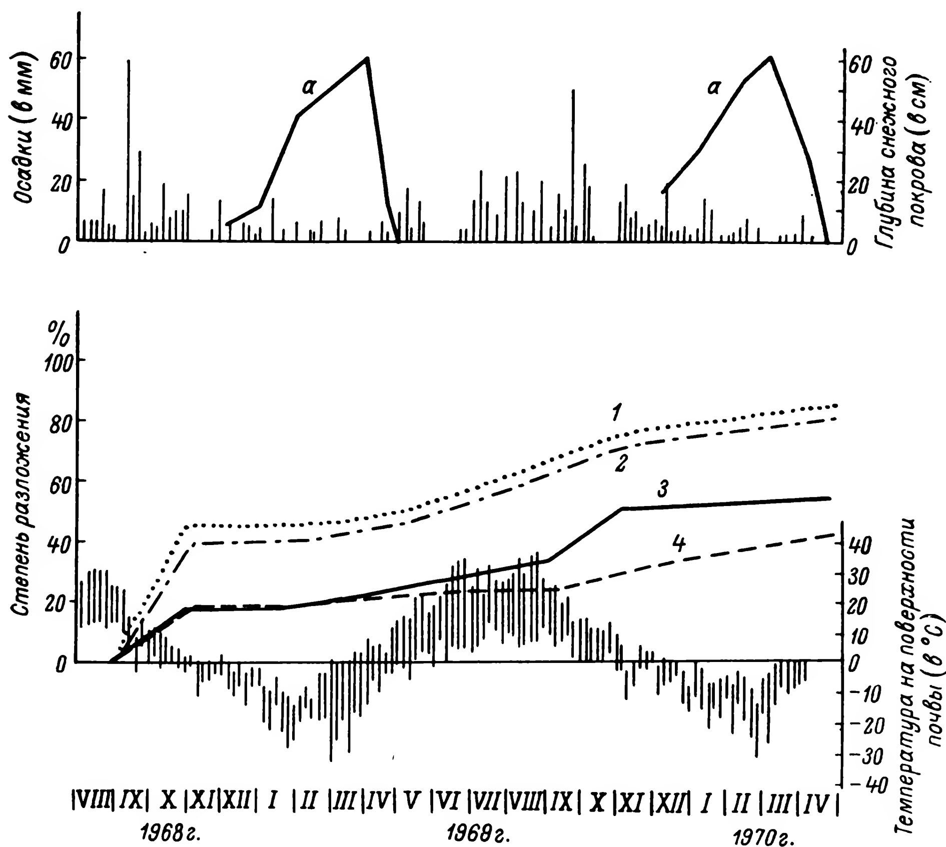
С этой целью была сделана попытка проследить динамику разложения естественно отмершей надземной массы двух видов, доминирующих в изучаемых луговых сообществах (Макаревич, 1971): *Alopecurus pratensis* L. и *Alchimilla monticola* Opiz. Оба эти вида характеризуются сходным ритмом фенологического развития.

Учитывая недостатки в методике предыдущих опытов (Мирошниченко, Павлова и др., 1972), не позволивших до конца проследить за изменением веса разлагающегося растительного материала, мы использовали мешочки (размером 8×12 см) из капроновой сетки (ячеи 0.1×0.1 см). В каждый мешочек раздельно помещались навески по 1—2 г (в пересчете на абсолютно сухой вес) отмерших в конце лета листовых пластинок, черешков, стеблей. Образцы (общим количеством 90 штук) укладывались на поверхность мохового покрова между стеблями нескашиваемого лугового травостоя. Изменение веса определялось регулярно через два месяца. Предварительные наблюдения показали, что более сжатые сроки учета мало пригодны для выявления темпов разложения растительного материала. Каждый раз с поля бралось по три мешочка. Содержимое их высушивалось в термостате при температуре 105° и взвешивалось. Полученные данные служили основанием для оценки хода разложения растительной массы. Опыт продолжался 20 месяцев: с 28 VIII 1968 по 28 IV 1970.

Сапрофитные грибы, участвующие в разложении, учитывались в два срока: 28 X 1968 и 4 VI 1969, т. е. через два и через девять месяцев после закладки опыта. Видовой состав их выявлялся путем «посева» небольшой части каждого образца в четырехкратной повторности на среду Чапека, сусло-агар и гелевые пластинки по Виноградскому. В последнем варианте кружки фильтровальной бумаги пропитывались соответствующими стандартными питательными растворами кислой и щелочной реакции. Целлюлозный фильтр и широкая амплитуда pH позволили выявить целлюлозоразрушающие грибы, живущие при различной кислотности среды.

Проведенные опыты количественно подтвердили визуальные наблюдения за разложением растительной массы некоторых луговых злаков, бобовых и разнотравья (Мирошниченко, Павлова и др., 1972) и показали сезонный ритм этого процесса.

Наиболее интенсивное разложение растительных остатков наблюдалось в осенние месяцы, в сентябре—октябре (см. рисунок). Повышенная влажность воздуха и почвы в сочетании с оптимальным температурным режимом и частыми дождями, а также обилие отмерших растительных остатков, богатых доступными для бактерий и грибов углеводами, создают в это время года благоприятные условия для развития сапрофитных микроорганизмов и грибов (Павлова, 1970). Наблюдение за разложением отмершей надземной массы *Alopecurus pratensis*, помещенной в капроновые мешочки, показало, что за два первых осенних месяца убыль в весе



Разложение отмерших листовых пластинок (*1*) и черешков (*2*) *Alchimilla monticola*, листьев (*3*) и стеблей (*4*) *Alopecurus pratensis*.

а — глубина снежного покрова.

оказалась равной 18% (для листьев — 18.3%, для соломин — 18.5% от исходного веса образца).

Зимой и в начале весны, при низких температурах почвы и воздуха микробиологические процессы замедлены и разложение идет слабо: за это время (с декабря 1968 по март 1969 г.) листья лисохвоста лугового потеряли в весе около 8.5%, а стебли — 5%. Мало разложились его растительные остатки и за летний период: за июнь—август 1969 г. вес листьев снизился еще на 7.7%, а стеблей — на 0.6%. Осенью 1969 г. интенсивность разложения субстрата вновь повысилась: за сентябрь—октябрь этого года листья лисохвоста убыли в весе на 17%, а стебли — на 6%. Таким образом за 14 месяцев разложения вес листьев этого злака уменьшился почти вдвое, а стеблей — на одну треть.

Сходный ритм и скорость разложения растительной массы наблюдались и у *Alchimilla monticola*, с той только разницей, что отмершие надземные части манжетки (особенно листовые пластинки) разлагались гораздо быстрее, чем отмершие стебли и листья лисохвоста.

В течение одного года отмершая надземная масса побегов злаков, стеблей бобовых и разнотравья в капроновых мешочках не успевает минерализоваться. Так, у верхового грубостебельного злака *Alopecurus pratensis* за это время стебли разложились примерно на 25%, листья — на 35% (от исходной массы); за 20 месяцев опыта эта величина возросла до 43.5 и 55.5%. Для видов разнотравья соответственно до 65 и 85% (на примере *Alchimilla monticola*). Такие темпы свойственны общему ходу разложения массы этих же растений, свободно лежащей в травостое. Свежеотмершие растительные остатки содержат много простых углеводов, доступных для большого количества микроорганизмов, после года разложения в них остаются органические вещества, потребляемые только небольшой группой грибов и бактерий. Поэтому процесс минерализации в дальнейшем постепенно замедляется.

В разрушении растительной массы и разложении находящихся в ней сложных соединений до простых веществ, пригодных для вторичного использования продуцентами (Odum, 1959), значительную роль играют сапрофитные грибы и бактерии (Еленов, 1923; Частухин и Николаевская, 1968; Павлова, 1969, 1970, 1971). В нашем опыте на разлагающихся частях растений зарегистрировано 27 видов сапрофитных грибов, относящихся к разным систематическим группам (табл. 1). Особым обилием отличались *Alternaria tenuis,*[1] *Cladosporium herbarum, Cl. straminicola, Mucor hiemalis, M. racemosus, Phoma melaena, Trichoderma koningii, Verticillium candelabrum.* Перечисленные виды сапрофитных грибов занимают в сообществе различные экологические ниши. Принадлежность организма к той или иной нише определяется тем, что «организм делает в сообществе, иными словами — его профессией» (Кашкаров, 1934; Odum, 1959, 1963). По принадлежности гриба к определенному местообитанию в пределах лугового сообщества (к ветоши, подстилке или почве) можно судить о роли его на разных стадиях разрушения и разложения растительной массы, т. е. об его экологической нише. Так, помимо грибов, присутствие которых характерно для ветоши, т. е. для сухих стоящих побегов, связанных с живой особью (*Alternaria tenuis,* виды *Cladosporium*), на опытном растительном материале обнаруживаются уже по прошествии первых двух месяцев также и почвенные грибы: *Penicillium brevi-compactum, Trichoderma koningii,* виды *Verticillium.*

Динамика разложения растительных остатков сопровождается сукцессией сапрофитных грибов: по мере минерализации простых органических веществ микофлора разлагающегося материала увеличивается за счет целлюлозоразлагающих видов, перешедших из почвы. Так, через девять месяцев разложения к уже имеющимся целлюлозоразрушающим грибам *Alternaria tenuis, Cladosporium straminicola, Trichoderma koningii, Tr. lignorum, Verticillium candelabrum, Phoma melaena* присоединяются новые виды *Cladosporium, Macrosporium commune, Monacrosporium oxysporum, Sordaria fimicola, Pedocephalum preussii, Phoma complanata* (табл. 2). Следует отметить, что смена грибов по мере разложения растительного материала, помещенного в капроновые мешочки, проходит менее четко, чем в естественных условиях (Мирошниченко, Новичкова-Иванова и др., 1972).

Совместное существование грибов различной экологии на протяжении всех 20 месяцев опыта свидетельствует о том, что капроновая сетка не служит помехой их проникновению. С другой стороны, это показывает на некоторую вялость темпов разложения растительного материала в капроновых мешочках, протекающего с самого начала в измененных условиях аэрации и влажности, что ограничивает обилие и сокращает видовой состав сапрофитных грибов.

Разложение отдельных частей манжетки и лисохвоста протекало неодинаково: листья (листовые пластинки), особенно у манжетки, разрушались несколько быстрее, чем черешки и стебли. Микофлора, выделен-

---

[1] Авторы латинских названий приведены в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Виды сапрофитных грибов, обнаруженные на разлагающихся частях *Alopecurus pratensis* и *Alchimilla monticola*

Вид	Субстрат	*Alopecurus pratensis*				*Alchimilla monticola*			
		после двух месяцев от начала опыта		после девяти месяцев от начала опыта		после двух месяцев от начала опыта		после девяти месяцев от начала опыта	
		стебли (соломины)	листья	стебли (соломины)	листья	листовые пластинки	черешки	листовые пластинки	черешки
Кл. *Phycomycetes*									
1. *Mucor griseo-cyaneus* Hagem.	Подстилка, почва	—	—	+	—	—	—	—	—
2. *M. hiemalis* Wehmer	» »	+	+	+	+	—	—	—	+
3. *M. mediterraneus* Pispek	» »	—	—	—	—	+	—	—	—
4. *M. piriformis* Fischer	» »	+	—	—	—	—	—	—	—
5. *M. racemosus* Fres.	» »	—	—	+	+	—	—	+	—
6. *Rhizopus nigricans* Ehr.	» »	—	—	—	—	+	—	—	—
Кл. *Ascomycetes*									
7. *Sordaria fimicola* (Rob.) Wint.	Ветошь, подстилка	—	—	—	—	—	—	—	+
Fungi imperfecti									
8. *Alternaria tenuis* Nees	Ветошь	+	+	+	+	+	—	+	—
9 *Aspergillus itaconicus* Kinoshita	Почва	—	+	—	—	—	—	—	—
10. *A. repens* (Cda.) de By.	»	—	+	—	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Субстрат	*Alopecurus pratensis*				*Alchimilla monticola*			
		после двух месяцев от начала опыта		после девяти месяцев от начала опыта		после двух месяцев от начала опыта		после девяти месяцев от начала опыта	
		стебли (соломины)	листья	стебли (соломины)	листья	листовые пластинки	черешки	листовые пластинки	черешки
11. *Cladosporium gossypicola* Pidopl. et Deniak	Ветошь, подстилка	—	—	—	—	—	—	—	+
12. *C. herbarum* (Pers.) Lk.	» »	—	—	+	+	—	—	+	+
13. *C. straminicola* Pidopl. et Deniak	» »	+	+	—	—	+	+	—	—
14. *Fusarium moniliforme* Sheldon	Подстилка, почва	—	—	—	+	—	—	—	—
15. *F. sporotrichiella* Bilai var. *poae* (Pk.) Bilai	Ветошь, подстилка	+	+	—	+	—	—	—	—
16. *Macrosporium commune* Rab.	Почва	—	+	+	—	—	—	—	+
17. *Monacrosporium oxysporum* Sacc. et March.	»	—	—	+	—	—	—	—	+
18. *Oedocephalum preussii* Sacc.	»	—	—	—	—	—	—	—	+
19. *Penicillium brevi-compactum* Dierckx	»	—	—	—	—	—	+	—	—
20. *Phoma complanata* (Tode) Desm.	Ветошь	—	—	—	—	—	+	—	+
21. *Ph. melaena* (Fr.) Mont. et Dur.	Подстилка	—	+	+	—	—	—	—	+
22. *Pleuronaema procumbens* (Fckl.) Hochn.	»	—	+	—	—	—	—	—	—
23. *Sporotrichum praticola* Pidopl.	»	—	—	+	—	—	—	—	—
24. *Trichoderma lignorum* (Tode) Harz	Подстилка, почва	—	—	—	+	+	—	—	+
25. *T. koningii* Oud.	» »	+	—	+	+	+	+	+	—
26. *Verticillium candelabrum* Bon.	» »	—	—	—	—	+	+	—	+
27. *Zythia elegans* Fr.	Подстилка	—	—	—	—	—	+	—	—

ная с опытного материала спустя два и девять месяцев после закладки опыта, показала следующую закономерность. В первый период распада (через два месяца) грибы наиболее богато были представлены на листьях, а в дальнейшем — на стеблях и черешках. Это, вероятно, объясняется тем, что листья больше, чем черешки и стебли, содержат простых органических веществ, потребляемых микроорганизмами. Стебли и черешки богаче клетчаткой, доступной только ограниченному числу целлюлозоразлагающих грибов, поэтому количество грибов на этих частях растений увеличивается постепенно, по мере разложения клетчатки до простых углеводов.

Интересно отметить отсутствие строгой приуроченности различных видов сапрофитных грибов к определенному виду высшего растения. Скорее наблюдается определенная последовательность в появлении различных видов по мере разложения растительной массы (табл. 1 и 2).

ТАБЛИЦА 2

Целлюлозоразрушающие грибы на разлагающихся частях луговых растений *Alopecurus pratensis* и *Alchimilla monticola*

Продолжительность опыта (в месяцах)	*Alopecurus pratensis*		*Alchimilla monticola*	
	листья	стебли (соломины)	листовые пластинки	черешки
(28 VIII—28 X 1968)	*Alternaria tenuis*, *Cladosporium straminicola*, *Fusarium sporotrichiella* var. *poae*, *Macrosporium commune*, *Phoma melaena*	*A. tenuis*, *Cl. straminicola*, *Trichoderma koningii*	*A. tenuis*, *Cl. straminicola*, *Tr. lignorum*, *Tr. koningii*, *Verticillium candelabrum*	*Cl. straminicola*, *Tr. koningii*, *V. candelabrum*, *Zythia elegans*
(28 VIII—4 VI 1969)	*Alternaria tenuis*, *Cladosporium herbarum*, *Fusarium sporotrichiella* var. *poae*, *Tr. lignorum*, *Tr. koningii*	*A. tenuis* Nees, *Cl. herbarum*, *Macrosporium commune* Rab., *Monacrosporium oxysporum*, *Phoma melaena*, *Sporotrichum praticola*, *Trichoderma koningii*	*A. tenuis*, *Cl. herbarum*, *Tr. koningii*	*Cl. gossypicola*, *Cl. herbarum*, *Macrosporium commune*, *Monacrosporium oxysporum*, *Oedocephalum preusii*, *Phoma complanata*, *Ph. melaena*, *Sordaria fimicola*, *Trichoderma lignorum*, *Verticillium candelabrum*

Как ни велика роль микроорганизмов и грибов в разрушении и преобразовании растительных остатков, скорость этого процесса в большой степени зависит также и от деятельности почвенных животных (Костычев, 1886; Кононова, 1944 г.; Курчева, 1970, и др.). Стремясь хотя бы в самых общих чертах оценить значение деятельности беспозвоночных в разложении отмершей растительной массы, мы поставили серию специальных опытов. С «кустов» *Trifolium pratense* L. в конце июля (22 VII 1970) были собраны засохшие нижние стеблевые листья. Растения красного клевера были в фазе цветения, созревания семян и появления новых осенних побегов. Собранные листовые пластинки закладывались в мешочки из капроновой сетки (величина навески 5 и 12 г) и положены в травостой луга на моховой покров. Для нормальной аэрации и увлажнения образцов, а также для облегчения проникновения червей и мелких насекомых, на верхней стороне мешочков проделывались дополнительные, более широкие отверстия, а боковые стороны оставались открытыми.

В часть проб для отпугивания и исключения участия беспозвоночных регулярно, по мере необходимости, подсыпался нафталин (Курчева, 1960, 1970; Гиляров, 1970). В первый срок учета (9 IX 1970), т. е. через 1.5 месяца после начала опыта, листья в обоих вариантах были очень сырыми и дряблыми, но сохранили форму. В контрольных образцах (без нафталина) встречалось много энхитреид (сем. Enchytraeidae), отсутствующих в мешочках с нафталином. Убыль в весе контрольных образцов составляла 37—48% от абсолютно сухого веса исходного материала. К концу осени (18 ноября), через четыре месяца после начала опыта, листья в пробах без нафталина были очень измельчены и потеряли в весе 98—99%; в пробах с нафталином они сохранили свой прежний вид и вес их уменьшился только на 49%. За зимний период (1970—1971 гг.) в пробах с нафталином листовые пластинки не измельчились, но вес их снизился еще на 15%, составляя, таким образом, 64% от исходного. Контрольные образцы к этому времени разложились полностью.

Проведенное исследование показало большое значение деятельности почвенных беспозвоночных в разложении растительной массы на лугах: в образцах, изолированных от их воздействия, распад растительного материала шел примерно в 2 раза медленнее, чем в контроле при обычном участии беспозвоночных. Однако необходимо учитывать, что, уничтожая внесением нафталина простейших, основных потребителей бактерий, мы стимулируем размножение последних; поэтому возросшая активность бактерий в образцах с нафталином несколько усиливает разложение растительной массы (Гиляров, 1970; Курчева, 1970).

Таким образом, в сложном процессе образования волокнистого «кислого» гумуса типа «мор» в условиях кислых и среднекислых дерновоподзолистых почв мелкозлаково-разнотравных и разнотравно-мелкозлаковых лугов Отрадного (Северо-Запад лесной зоны) взаимодействуют различные сапрофитные организмы: бактерии, грибы (низшие и базидиальные), беспозвоночные животные, особенно почвенные. На основании собранных данных пока трудно сказать, которые из них имеют наибольшее значение в разрушении и разложении растительной массы; в разные периоды вегетации и при различных погодных условиях роль их может меняться. Чтобы полностью понять всю сложность их взаимодействия (и между собой, и с разлагаемым ими субстратом), необходима большая комплексная работа. В нашу задачу входило лишь показать участие всех названных групп организмов.

ЛИТЕРАТУРА

Гиляров М. С. (1970). Беспозвоночные — разрушители подстилки и пути повышения их полезной деятельности. Экология, 2. — Еленов П. Ф. (1923). Попытка дифференциации разложения растительных остатков в связи с их микофлорой. Тр. секции микологии и фитопатологии Русского Ботанического общества, 1. — Кашкаров Д. Н. (1934). Среда и сообщество. — Кононова М. М. (1944). К изучению процесса новообразования гумусовых веществ. Почвоведение, 10. — Костычев П. А. (1886). Почвы черноземной области России, их происхождение, состав и свойства. — Курчева Г. Ф. (1960). Роль беспозвоночных животных в разложении дубового опада. Почвоведение, 4 : 16. — Курчева Г. Ф. (1970). Роль почвенных животных в разложении и гумификации растительных остатков. Автореф. канд. диссерт. — Макаревич В. Н. (1971). Некоторые результаты круглогодичных исследований первичной биологической продуктивности луговых растительных сообществ. Бот. ж., 56, 1. — Мирошниченко Е. Д., Л. Н. Новичкова-Иванова, Т. В. Павлова, В. М. Понятовская, И. С. Скалон. (1972). Ветошь и подстилка на суходольных лугах. II. Химическая и микробиологическая характеристика растительной массы. Бот. ж., 57, 2. — Мирошниченко Е. Д., Т. В. Павлова, В. М. Понятовская. (1972). Разложение растительной массы на суходольных лугах Ленинградской области. I. Опыт изучения особенностей разложения массы некоторых луговых видов. Бот. ж., 57, 4. — Павлова Т. В. (1969). Базидиальные грибы, развивающиеся на растительных остатках в лугах. Микология и фитопатология, 3, 6. — Павлова Т. В. (1970). Эколого-систематическое описание микофлоры опытных луговых участков. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 18. — Павлова Т. В. (1971). Роль грибов в разложении растительной массы на лугах. Бот. ж., 56, 3. — Частухин В. Я. и М. А. Николаевская.

(1968). Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. — Odum E. P. (1959). Fundamentals of ecology. — Odum E. P. (1963). Ecology. Modern Biology Series.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 17 VIII 1971).

УДК 582 : 001.4 : 582.683.2

В. П. Бочанцев

О *PARRYA* R. BR., *NEUROLOMA* ANDRZ. И НЕКОТОРЫХ ДРУГИХ РОДАХ (*CRUCIFERAE*)

V. P. BOTSCHANTZEV. ON *PARRYA* R. BR., *NEUROLOMA* ANDRZ. AND SOME OTHER GENERA (*CRUCIFERAE*)

В статье устанавливается, что род *Parrya* R. Br., в состав которого до последнего времени включали много видов, следует считать монотипным родом. Его единственный вид — *P. arctica* R. Br. — встречается только в арктической Канаде. Значительное число видов, относимых в разное время к роду *Parrya*, уже рассредоточено среди разнообразных родов семейства. В статье рассматриваются некоторые из этих родов: *Pachyneurum* Bunge, *Ermania* Cham. ex Botsch., *Oreoblastus* Suslova и *Leiospora* (C. A. Mey.) Dvořák. Остававшиеся же еще в роде *Parrya*, но не имеющие к нему отношения виды здесь в статье переводятся в недавно установленный род *Leiospora* (меньшая часть) и в давно забытый, но теперь восстанавливаемый род *Neuroloma* Andrz. (бóльшая часть видов). Представители рода *Leiospora* встречаются в горах от Алтая и Саян на севере, до Гималаев на юге. Виды рода *Neuroloma* расселены на громадной территории: в арктических и центральных районах Северной Америки и в Евразии от арктических областей европейской части СССР, Сибири и Дальнего Востока, через горные системы Урала, Алтая, Саян, Тянь-Шаня и Памироалая до Гималаев и Гиндукуша.

Еще Бентам и Гукер (G. Bentham et J. D. Hooker, 1862, Gen. plan. 1, 1 : 67) обратили внимание на то, что род *Parrya* R. Br. очень разнообразен, хотя в то время в роде было зарегистрировано всего 10 видов.

В настоящее время в списке видов, причислявшихся ранее к роду *Parrya*, насчитывается свыше 80 имен. Правда, многие из них уже отнесены к другим родам или значатся синонимами ранее описанных видов. Однако в роде все еще остается значительное число видов, не имеющих к нему никакого отношения.

Для того чтобы решить вопрос о родовой принадлежности остающихся еще в роде *Parrya* видов, необходимо рассмотреть некоторые морфологические особенности этих видов или их групп.

Род *Parrya* R. Br. был описан в 1824 г. всего с двумя видами: *P. arctica* R. Br. из арктической Канады и *P. macrocarpa* R. Br. из Сибири. В синонимы второго вида была помещена *Cardamine nudicaulis* L.

Типом рода *Parrya* следует избрать *P. arctica*, так как в первоначальном описании рода перечислен ряд признаков, свойственных только этому виду, например: отклоненные чашелистики, почти сидячие рыльца с короткими широкими не низбегающими лопастями, двухрядные семена с пленчатой слегка вздутой складчатой наружной оболочкой.

Необходимо к этому добавить еще некоторые характерные для *P. arctica* признаки, чтобы определить место рода *Parrya* в системе семейства и очистить род от видов, к нему не относящихся. Вот эти признаки: чашечка открытая, чашелистики не сросшиеся, опадающие, овальные, боковые без мешка в основании, тычинки свободные, без придатков, пыльники широкоовальные, боковые медовые железки замкнутые, створки стручка с отчетливой продольной жилкой, легко отделяются от перегородки, клетки эпидермиса перегородки с параллельными стенками

и вытянуты поперек стручка, семяножки свободные, зародыш краекорешковый, растение голое.

Все эти признаки свидетельствуют, что род *Parrya* с типом рода *P. arctica* должен быть причислен к трибе *Arabideae,* а не к трибе *Matthioleae* (как до сих пор считалось), если внимательно пользоваться системой семейства, предложенной Шульцем (O. E. Schulz, *Cruciferae*, 1936, in Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfam., 2 Aufl., 17b). В трибе *Arabideae* род *Parrya* s. str. прекрасно отграничен от соседних родов своеобразием своих семян и прочими признаками.

Обратимся ко второму виду рода, к *P. macrocarpa* (приоритетное название *P. nudicaulis*), установленному попутно, в кратком примечании, одновременно с описанием рода. Этот вид характеризуют такие признаки: чашечка закрытая, чашелистики не сросшиеся, опадающие, продолговатые, прямостоящие, боковые с мешком в основании, тычинки свободные, без придатков, пыльники продолговатые, боковые медовые железки замкнутые, рыльце на столбике, его лопасти узкие и длинные низбегающие, створки стручка с отчетливой продольной жилкой, легко отделяются от перегородки, клетки эпидермиса перегородки с параллельными стенками и вытянуты поперек стручка, семяножки основаниями сросшиеся с перегородкой, семена однорядные, окруженные пленчатым крылом, зародыш краекорешковый, растение голое или опушенное железистыми волосками.

Перечисленные признаки позволяют безоговорочно отнести *P. macrocarpa* к трибе *Matthioleae* (по Шульцу).

К какому же роду в трибе *Matthioleae* должна быть отнесена *Parrya macrocarpa*, если сам род *Parrya* s. str. с типом рода — *P. arctica* должен числиться в трибе *Arabideae*? Для решения этого вопроса необходимо прежде всего познакомиться с синонимами рода *Parrya.*

В том же 1824 г., почти одновременно с родом *Parrya*, был описан род *Neurolоma* Andrz. с тремя видами: *N. arabidiflorum* (DC.) DC., *N. scapigerum* (Adams) DC. и *N. nudicaule* (L.) DC. Базионимом третьего вида является *Cardamine nudicaulis.* Впоследствии первые два из перечисленных были признаны синонимами третьего вида. Поэтому *Neuroloma nudicaule* должна считаться типом рода *Neuroloma.*

Гукер (W. J. Hooker, 1829, Fl. Bor. Amer. 1, 1 : 47—48), видимо, первый поместил *Neuroloma* в синонимы рода *Parrya* и с тех пор до настоящего времени положение оставалось неизменным.

Возьмем некоторые признаки рода *Neuroloma* из его первоописания: чашелистики прямостоящие, семяножки основаниями сросшиеся с перегородкой, семена крылатые, зародыш краекорешковый.

Выше были перечислены признаки, характеризующие *Parrya macrocarpa.* Они совпадают с признаками рода *Neuroloma.* Помимо того ранее упоминалось, что *Cardamine nudicaulis* является синонимом *Parrya macrocarpa* и базионимом *Neuroloma nudicaule.* Хотя уже давно было признано, что *N. nudicaule* и *Parrya macrocarpa* — один вид, я умышленно рассмотрел этот вопрос еще раз, чтобы не возникало никаких сомнений в их тождестве. Таким образом, в роде *Neuroloma* нашлось место для второго вида рода *Parrya* — *P. macrocarpa*, не укладывающегося в характеристику рода *Parrya* s. str.

У рода *Parrya* не было ни одного более раннего синонима, чем *Neuroloma.* Поэтому родовое название *Neuroloma* должно быть закреплено за исключаемыми из рода *Parrya* видами, близкими *P. macrocarpa* (=*P. nudicaulis*), тем более, что среди родов трибы *Matthioleae* нет рода, тождественного в своих признаках роду *Neuroloma.*

Так случилось, что ставшее традиционным представление систематиков о роде *Parrya* складывалось не на основании характеристики типа рода (*P. arctica*), а на основании признаков *P. macrocarpa* (=*P. nudicaulis*) и других близких к ней видов. Поэтому место рода *Parrya* в системе семейства даже у Шульца было определено по этим последним видам. Теперь же все эти виды должны войти в род *Neuroloma* и род *Neuroloma*

должен занять в системе то место, которое из-за неправильного представления о роде было отведено роду *Parrya.*

В трибе *Matthioleae* род *Neuroloma* наиболее близок к роду *Matthiola* R. Br. У этих родов много общих признаков, в частности у их видов семяножки срастаются с перегородкой. Тем не менее *Neuroloma* и *Matthiola* хорошо отличаются друг от друга характером опушения, формой рыльца и медовых железок.

Parrya exscapa Ledeb. была описана в 1829 г. По времени описания это третий вид рода. В 1831 г. она была выделена в подрод *Leiospora* C. A. Mey. рода *Parrya*, а в 1968 г., вполне обоснованно, в самостоятельный род *Leiospora* (C. A. Mey.) Dvořák. Тип рода — *L. exscapa* (Ledeb.) Dvořák. Основные отличительные особенности этого рода: чашечка закрытая, чашелистики не сросшиеся, опадающие, продолговатые, боковые с мешком в основании, тычинки свободные, без придатков, пыльники продолговатые, боковые медовые железки замкнутые, рыльце сидячее, его лопасти довольно узкие и длинные, низбегающие, стручок внезапно под рыльцем расширенный, створки с отчетливой продольной жилкой, у рыльца сращены с перегородкой, а по остальной длине легко от нее отделяющиеся, клетки эпидермиса перегородки с параллельными стенками и вытянуты поперек стручка, семяножки свободные, семена одно- или двухрядные, бескрылые, но чаще окруженные узким или широким крылом, зародыш краекорешковый, растения голые или опушенные простыми и ветвистыми волосками.

В трибе *Matthioleae* (по Шульцу) род *Leiospora* следует отличать от рода *Solms-Laubachia* Muschler не сросшимися опадающими, а боковыми в основании мешковидными чашелистиками, обычно крылатыми семенами, сидячим рыльцем с низбегающими лопастями и стручками, внезапно расширяющимися под рыльцем.

В 1841 г. под названием *Parrya microcarpa* Ledeb. к роду был присоединен еще один вид. Однако этот вид с другим более ранним видовым эпитетом еще в 1839 г. был совершенно правильно выделен в монотипный род *Pachyneurum* Bunge. Тип рода — *P. grandiflorum* (C. A. Mey.) Bunge. Относится этот род к трибе *Arabideae* (по Шульцу) и хорошо отличается от соседних родов трибы. Род *Pachyneurum* характеризуется следующими признаками: чашечка открытая, чашелистики не сросшиеся, опадающие, овальные, отклоненные, боковые с мешком в основании, тычинки свободные, без придатков, пыльники овальные, боковые медовые железки открыты внутрь и между собой не сливающиеся, рыльце головчатое, на коротком столбике, створки стручка с отчетливой продольной жилкой, легко отделяются от перегородки, клетки эпидермиса перегородки с непараллельными стенками, семяножки свободные, семена двухрядные, бескрылые, зародыш краекорешковый, листья цельнокрайные, растение опушено мальпигиевыми волосками.

Вопрос о положении этого (названного в его статье *Parrya microcarpa*) растения в системе семейства был специально рассмотрен Дворжаком (F. Dvořák, 1969, Feddes Repert. 80, 4—6 : 315—322) и решен совершенно неожиданно. Дворжак причислил этот вид к роду *Ermania* Cham. ex Botsch. под названием *E. microcarpa* (Ledeb.) Dvořák.

По поводу решения Дворжака нужно иметь в виду следующее. Сам род *Ermania* не естествен. Собственно *Ermania* s. str. с единственным видом — *E. parryoides* Cham. ex Botsch. характеризуется перечисляемыми ниже признаками и относится к трибе *Arabideae* (по Шульцу); там этот род четко отграничивается от соседних. Вот признаки, характеризующие род *Ermania*: чашечка открытая, чашелистики не сросшиеся, опадающие, овальные, отклоненные, боковые без мешка в основании, тычинки свободные, без придатков, пыльники продолговатые, боковые медовые железки замкнутые, сливающиеся своими выростами между собой у длинных тычинок, рыльце головчатое, на коротком столбике, створки стручков с отчетливой средней жилкой, легко отделяющиеся от перегородки, клетки эпидермиса перегородки с непараллельными стенками, семяножки сво-

бодные, семена бескрылые, двухрядные или однорядные, зародыш косо спиннокорешковый, реже краекорешковый, листья на верхушке зубчатые; арктическое растение, опушенное простыми волосками.

Почти все остальные виды, числившиеся до последнего времени в роде *Ermania*, выделяются в особый новый род *Oreoblastus* Suslova (тип рода *O. flabellatus* [Regel] Suslova) и характеризуются такими признаками: чашечка закрытая, чашелистики не сросшиеся, опадающие, продолговатые, прямостоящие, боковые с мешком в основании, тычинки свободные, без придатков, пыльники продолговатые, боковые медовые железки замкнутые, между собой не сливающиеся, рыльце почти сидячее, с двумя тупыми воронковидно сращенными лопастями, створки стручков с отчетливой продольной жилкой, сращены с перегородкой у рыльца, а по остальной длине легко от нее отделяющиеся, клетки эпидермиса перегородки с параллельными стенками и вытянуты поперек стручка, семяножки свободные, семена однорядные, бескрылые, зародыш краекорешковый или косо спиннокорешковый, листья на верхушке зубчатые; высокогорные растения, опушенные простыми и ветвистыми волосками.

Перечисленные признаки свидетельствуют, что род *Oreoblastus* относится к трибе *Matthioleae* (по Шульцу), а не к трибе *Arabideae*, где осталась *Ermania* s. str. В трибе *Matthioleae* род *Oreoblastus* следует отличать от рода *Desideria* Pamp. не сросшимися, опадающими, а боковыми в основании мешковидными чашелистиками, открывающимися снизу стручками, цельной перегородкой и створками, у рыльца сращенными с перегородкой. Попутно отмечу, что *Ermania* s. str. и некоторые виды *Oreoblastus* в свое время также относили к роду *Parrya*.

Как видим по перечисленным признакам, ни в *Ermania*, ни в *Oreoblastus* нет места для *Parrya microcarpa*. Она единственный вид особого, давно описанного рода *Pachyneurum* из трибы *Arabideae*, где место этого рода давно определено.

Все изложенное выше позволяет прийти к следующему общему выводу: род *Parrya* — монотипный род, а входившие в него ранее и рассмотренные здесь виды вполне обоснованно выделяются в роды *Neuroloma, Leiospora, Pachyneurum, Ermania* и *Oreoblastus*.

Мною не перечислено еще несколько родов, к которым уже давно были присоединены некоторые виды, относившиеся ранее к роду *Parrya*, так как положение этих видов там вполне определилось.

К какому же роду или родам относятся все еще числящиеся в роде *Parrya* виды, те из них, что не были рассмотрены в предыдущем изложении? Не приводя здесь признаки каждого из них, скажу только, что все они в соответствии со своими особенностями распределяются по тем схемам, что использовались мною для характеристики родов и видов, между родами *Leiospora* (меньшинство) и *Neuroloma* (большинство видов).

В заключение считаю необходимым привести перечень рассмотренных родов с относящимися к ним видами.

I. Род *Parrya* R. Br. s. str. (trib. *Arabideae*) 1824, in Parry, Journ. Voy. N.-W. Pass. App. 11, Bot.: 268. — Монотипный род.

1. *Parrya arctica* R. Br. 1824, in Parry, Journ. Voy. N.-W. Pass. App. 11, Bot.: 269, tab. B. — *Neuroloma arcticum* (R. Br.) Spreng. 1825, Syst. Veget. 2: 888.

Тип: Melville island, 1819—1820, W. E. Parry (BM). Не видел.

Распространение. Арктическая Канада.

II. Род *Pachyneurum* Bunge (trib. *Arabideae*), 1839, Delect. Semin. Hort. Bot. Dorpat.: 8; ejusd. 1840, Linnaea, 14: 121; O. E. Schulz, 1936, in Engl. u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 2 Aufl. 17b: 535; А. Васильева, 1969, Бот. мат. (Алма-Ата), 6: 30. — Монотипный род.

1. *Pachyneurum grandiflorum* (C. A. Mey.) Bunge, 1839, Delect. Semin. Hort. Bot. Dorpat.: 8; ejusd. 1840, Linnaea, 14: 121; O. E. Schulz, 1936, in Engl. u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 2 Aufl. 17b: 535, fig. 329; А. Васильева, 1969, Бот. мат. (Алма-Ата), 6: 31. — *Draba grandiflora* C. A. Mey. 1831, in Ledeb. Fl. Alt. 3: 74. — *D. grandiflora* Ledeb. 1832, Icon. Plant. Fl.

Ross. 3, 2 : 21, tab. 267. — *Braya meyeri* Bunge, 1835, Mém. Acad. Sci. Pétersb. div. sav. 2 : 576, in adnot. — *Eutrema piliferum* Turcz. 1838, Bull. Soc. Nat. Moscou, 11, № 1 : 87, nomen. — *Parrya microcarpa* Ledeb. 1841, Fl. Ross. 1, 1 : 132; Н. Буш, 1931, Фл. Сиб. Дальн. Вост. 6 : 657, рис.; он же, 1939, Фл. СССР, 8 : 270. — *P. grandiflora* (C. A. Mey.) Schischk. 1931, в Крылов, Фл. Зап. Сиб. 6 : 1394. — *Ermania microcarpa* (Ledeb.) Dvořák, 1968, Spisy Přirod. Fak. Univ. Brno, 497 : 357, nomen; ejusd. 1969, Feddes Repert. 80, 4—6 : 322.

Тип: In summa alpe ad desertum editum juxta fl. Tschuja expansum, 1826, fl. et fr. A. Bunge (LE).

Распространение. СССР (Западная и Восточная Сибирь), Северная Монголия.

III. Род *Ermania* Cham. ex Botsch. s. str. (trib. *Arabideae*) 1956, Бот. ж. 41, 5 : 730. — *Ermania* Cham. 1831, Linnaea, 6 : 533, nom. provis.; ejusd. 1835, in Erman, Reise : 62, nom, provis. — Монотипный род.

1. *Ermania parryoides* Cham. ex Botsch. 1956, Бот. ж. 41, 5 : 730. — *E. parryoides* Cham. 1831, Linnaea, 6 : 533, nom. provis; ejusd. 1835, in Erman, Reise : 62, nom. provis. — *Draba*? *parryoides* Cham. 1831, Linnaea, 6 : 533; ejusd. 1835, in Erman, Reise : 62, tab. 17, 1. — *Parrya ermani* Ledeb. 1841, Fl. Ross. 1, 1 : 132; Н. Буш, 1931, Фл. Сиб. Дальн. Вост. 6 : 659, рис. — *Hutchinsia macrocarpa* Bunge, 1857, in Seidl. Bot. Ergebn. 1 : 81, in adnot. — *Arabis ermani* (Ledeb.) Trautv. 1879, Тр. Петерб. бот. сада, 6, 1 : 10. — *A. parryoides* (Cham.) Kjellm. 1882, Vega Exped. Vetensk. Arbet. 1 : 537. — *Parrya parryoides* (Cham.) Hultén, 1928, Fl. Kamtsch. 2 : 173. — *Christolea parryoides* (Cham.) N. Busch, 1939, Фл. СССР, 8 : 331, табл. 15, 2. — *Smelowskia parryoides* (Cham.) Polunin, 1959, Circumpolar Arctic Fl. : 243, fig.

Тип: Kamtschatka, in rupestribus montis ingivomi Schewelutsch, 4000 ped. s. m. 1829, A. Erman (LE).

Распространение. СССР (Чукотка, сев. побережье Охотского моря, Камчатка), США (Аляска).

IV. Род *Oreoblastus* Suslova (trib. *Matthioleae*).

Тип рода: *Oreoblastus flabellatus* (Regel) Suslova. — *Parrya flabellata* Regel. — *Ermania flabellata* (Regel) O. E. Schulz.

Примечание. К роду *Oreoblastus*, описание которого опубликовано в этом же номере журнала, относится около 10 видов, распространенных в высокогорьях Афганистана, СССР (Таджикистан, Киргизия), Пакистана, Индии и Китая (Кашгария, Тибет, Цайдам).

V. Род *Leiospora* (C. A. Mey.) Dvořák (trib. *Matthioleae*) 1968, Spisy Přirod. Fak. Univ. Brno, 497 : 356. — *Leiospora* (C. A. Mey.) A. Vassil. 1969, Бот. мат. (Алма-Ата), 6 : 29. — *Parrya* R. Br. subgen. *Leiospora* C. A. Mey. 1831, in Ledeb. Fl. Alt. 3 : 28.

Тип рода: *Leiospora exscapa* (C. A. Mey.) Dvořák.

1. *Leiospora bellidifolia* (Danguy) Botsch. et Pachom. comb. nova. — *Parrya bellidifolia* Danguy, 1908, Journ. Bot. (Paris) sér. 2, 1, 3 : 51.

Тип: Bourr-Teppe, gazons et rochers, alt. 3380 m, 4 VII 1906, fr. № 1, Lacoste (P). Не видел.

Распространение. СССР (Таджикистан, Киргизия), Китай (Кашгария).

2. *Leiospora crassifolia* (Botsch. et Vved.) A. Vassil. 1969, Бот. мат. (Алма-Ата), 6 : 30. — *Parrya crassifolia* Botsch. et Vved. 1948, Бот. мат. (Ташкент), 12 : 9.

Тип: Перевал Кугарт, западный склон, щебень, камни, 11 VIII 1929, пл. № 250, В. Титов и А. Иоффе (TAK).

Распространение. СССР (Киргизия).

3. *Leiospora eriocalyx* (Regel et Schmalh.) Dvořák, 1968, Spisy Přirod. Fak. Univ. Brno, 497 : 357. — *Parrya eriocalyx* Regel et Schmalh. 1877, Тр. Петерб. бот. сада, 5, 1 : 234.

Тип: На перевале Теректы и в долине Аксая, VI 1872, цв. А. Каульбарс (LE).

Распространение. СССР (Узбекистан, Казахстан, Киргизия), Китай (Джунгария, Кашгария).

4. *Leiospora exscapa* (Ledeb.) Dvořák, 1968, Spisy Přirod. Fak. Univ. Brno, 497 : 357. — *Parrya exscapa* Ledeb. 1829, Icon. Plant. Fl. Ross. 1 : 21, tab. 86. — *P. exscapa* Ledeb. 1829, in Hook. Fl. Bor. Amer. 1, 1 : 48, in adnot., descr. britann. — *P. exscapa* C. A. Mey. 1831, in Ledeb. Fl. Alt. 3 : 28. — *Neuroloma exscapum* (Ledeb.) Steud. 1841, Nomencl. Bot. edit. 2, 2 : 193.

Тип: In lapidosis summarum alpinum ad fl. Kurai et Tschegan in fl. Tschuja influentes V—VI 1826, fl. et fr. A. Bunge (LE).

Распространение. СССР (Казахстан, Алтай, Саяны), Монголия.

5. *Leiospora pamirica* (Botsch. et Vved.) Botsch. et Pachom. comb. nova. — *Parrya pamirica* Botsch. et Vved. 1965, Новости сист. высш. раст., 2 : 279.

Тип: Заалайский хребет на 250 км Памирского тракта, на щебнистых гранитных обнажениях, 29 VI 1943, цв. № 586, Е. Лавренко и Л. Родин (LE).

Распространение. СССР (Таджикистан), Кашмир, Китай (Джунгария, Кашгария).

6. *Leiospora subscapigera* (Botsch. et Vved.) Botsch. et Pachom. comb. nova. — *Parrya exscapa* C. A. Mey. var. *tianschanica* M. Pop. et Baran. 1923, Бот. мат. (Ленинград), 4 : 176. — *P. subscapigera* Botsch. et Vved. 1948, Бот. мат. (Ташкент), 12 : 9. — *P. seravschanica* A. Vassil. 1969, Бот. мат. (Алма-Ата), 6 : 21.

Лектотип: Сырдарьинская обл. Ташкентский у. Таласский Алатау. Долина р. Майдантал, правый берег под красными скалами против впадения р. Корумбель, 16 VIII 1922, мол. пл. № 1350, П. Баранов (TAK).

Распространение. СССР (Таджикистан, Узбекистан, южный Казахстан).

VI. Род *Neuroloma* Andrz. (trib. *Matthioleae*) 1824, in DC. Prodr. 1 : 156.

Лектотип рода: *Neuroloma nudicaule* (L.) DC.

1. *Neuroloma ajanense* (N. Busch) Botsch. comb. nova. — *Parrya ajanensis* N. Busch, 1939, Фл. СССР, 8 : 646.

Тип: Ajan, pratum paludosum ad riv. Savakcza, V. Vasiljev (LE). Не видел.

Распространение. СССР (Дальний Восток).

2. *Neuroloma albidum* (M. Pop.) Botsch. comb. nova. — *Parrya albida* M. Pop. 1924, Изв. Туркест. отд. Русск. геогр. общ., 17 : 26, табл. 2; он же, 1925, в Баранов, Очерк раст. Чимгана : 26, табл. 2; он же, 1925, Бюлл. Среднеаз. унив., 9, прилож. : 27.

Лектотип: Prov. Syr-Darja; distr. Taschkent. Mons Tschimgan Major, in rupibus et ad declivia saxosa ad 2700 mt. s. m. 22 VIII 1924, fl. et fr. P. Baranov (Herb. Fl. As. Med. № 97) (TAK, LE).

Распространение. СССР (северный Таджикистан, Узбекистан, южный Казахстан, Киргизия).

3. *Neuroloma angrenicum* (Botsch. et Vved.) Botsch. comb. nova. — *Parrya angrenica* Botsch. et Vved. 1941, Бот. мат. (Ташкент), 3 : 14.

Тип: Ангрен, сай Ительге, вершина горы (выс. около 2900 м), у кишл. Тюмень, 5 VI 1931, цв. № 59, А. Мацкевич (TAK).

Распространение. СССР (Узбекистан).

4. *Neuroloma asperrimum* (B. Fedtsch.) Botsch. comb. nova. — *Parrya nudicaulis* (L.) Boiss. var. *asperrima* B. Fedtsch. 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 23, 2 : 384. — *P. asperrima* (B. Fedtsch.) M. Pop. 1924, Опред. раст. окрестн. Ташкента, 2 : 143, в ключе; он же, 1925, Бюлл. Среднеаз. унив. 9, прилож. : 28. — *P. golenkinii* Lipsch. et Pavl. 1935, Feddes Repert. 39 : 319.

Тип: На скалах в долине р. Ашутур, 7 VIII 1897, пл. Б. Федченко (LE).

Распространение. СССР (Узбекистан, южный Казахстан, Киргизия).

5. *Neuroloma australe* (Pavl.) Botsch. comb. nova. — *Parrya australis* Pavl. 1949, Вестн. АН КазССР, 1 : 28, рис.

Тип: Южно-Казахстанская обл., горы Каратау, в расщелинах скал по ущелью Беркара, близ оз. Бийли-Куль, 3 V 1939, цв. и мол. пл., № 129, Н. Павлов (AA, LE).

Распространение. СССР (южный Казахстан).

6. *Neuroloma beketovii* (Krassn.) Botsch. comb. nova. — *Parrya beketovii* Krassn. 1887, Список раст. вост. Тянь-Шаня : 18; он же, 1887, Бот. зап. Бот. сада Петерб. унив., 2, 1 : 12; он же, 1888, Зап. Русск. геогр. общ., 19 : 334, табл. 1, 5. — *P. michaelis* A. Vassil. 1969, Бот. мат. (Алма-Ата), 6 : 17.

Тип: in valle Tscharyn, 30—31 V 1886, fl. A. Krassnow (LE).

Распространение. СССР (Казахстан, Киргизия), Китай (Джунгария).

Примечание. По устному сообщению М. Г. Пахомовой, *P. michaelis* не следует считать самостоятельным видом; я присоединяюсь к ее мнению.

7. *Neuroloma darvasicum* (Botsch. et Vved.) Botsch. comb. nova. — *Parrya darvasica* Botsch. et Vved. 1965, Новости сист. высш. раст., 2 : 277.

Тип: Дарваз, Сары-Даш (Сагыр-Дашт), на каменистых склонах гор, 6500′—7000′, 1 VI 1897, цв. С. Коржинский (LE).

Распространение. СССР (Таджикистан).

8. *Neuroloma fruticulosum* (Regel et Schmalh.) Botsch. comb. nova. — *Parrya fruticulosa* Regel et Schmalh. 1887, Тр. Петерб. бот. сада, 5, 1 : 237. — *P. fruticulosa* Regel et Schmalh. α *subintegra* Regel et Schmalh. 1887, Тр. Петерб. бот. сада, 5, 1 : 237.

Тип: Зеравшанская долина, гора Аксай, 2732′—6986′, 15 V 1869, цв., О. Федченко (LE).

Распространение. СССР (Таджикистан, Узбекистан).

9. *Neuroloma griffithii* Botsch. sp. nova. — *N. nudicauli* (L.) DC. affine, a quo sepalis et antheris longioribus nec non petalis longioribus apice rotundatis differt. A *N. kunawarensi* (Royle ex Regel) Botsch. foliis angustioribus integris vel remote dentatis, nec sinuato-serratis distat.

Typus: Afghanistan, fr. № 1351, Griffith (LE).

Distributio. Afghanistan, Kashmir.

10. *Neuroloma korovinii* (A. Vassil.) Botsch. comb. nova. — *Parrya korovinii* A. Vassil. 1969, Бот. мат. (Алма-Ата), 6 : 23.

Тип: Таласский Алатау, перев. из Биш-Таша в Карагоин, мраморы, 30 VII 1922, пл., № 1961 а, Е. Коровин (TAK).

Распространение. СССР (Киргизия).

11. *Neuroloma kunawarense* (Royle ex Regel) Botsch. comb. nova. — *Hesperis kunawarensis* Royle ex Regel 1870, Bull. Soc. Nat. Moscou, 43, 1, № 2 : 272. — *H. kunawarensis* Royle ex Regel α. *typica* Regel, 1870, Bull. Soc. Nat. Moscou, 43, 1, № 2 : 272.

Тип: N. W. India, fl. J. Royle (LE).

Распространение. Афганистан, Кашмир.

12. *Neuroloma kuramense* (Botsch.) Botsch. comb. nova. — *Parrya kuramensis* Botsch. 1965, Новости сист. высш. раст., 2 : 278.

Тип: Таджикистан, южный склон Кураминского хр., верх. р. Пангаз, северный склон к долине, среди камней, 8 VIII 1947, пл. № 167, Г. Сидоренко (LE).

Распространение. СССР (северный Таджикистан).

13. *Neuroloma lancifolium* (M. Pop.) Botsch. comb. nova. — *Parrya lancifolia* M. Pop. 1938, Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол., 47, 1 : 86. — *P. glaucifolia* Botsch. et Vved. ex E. Nikit. 1955, Фл. КиргССР, 6 : 210, русск. опис.

Тип: Кунгей Алатау, ущелье р. Чет-Мерке, северные склоны альпийского пояса, 1 VII 1937, цв. В. Голоскоков (AA, LE).

Распространение. СССР (Казахстан, Киргизия), Китай (Джунгария).

14. *Neuroloma longicarpum* (Krassn.) Botsch. comb. nova. — *Parrya longicarpa* Krassn. 1887, Список раст. вост. Тянь-Шаня : 18. — *P. siliquosa* Krassn. 1887, Бот. зап. Бот. сада Петерб. унив., 2, 1 : 12; он же, 1888, Зап. Русск. геогр. общ., 19 : 334.

Тип: Prope montes Kuldja Bassy, 10—25 IV 1886, fl. A. Krassnow (LE).

Распространение. СССР (Казахстан).

15. *Neuroloma maidantalicum* (M. Pop. et Baran.) Botsch. comb. nova. — *Parrya maidantalica* M. Pop. et Baran. 1923, Бот. мат. (Ленинград), 4 : 175. — *Christolea maidantalica* (M. Pop. et Baran.) N. Busch, 1939, Фл. СССР, 8 : 330.

Лектотип: Сырдарьинская обл. Аулиеатинский у. Таласский Алатау, Майдантальский перевал, зона альпийская, 5 IX 1921, пл. № 8848, Р. Аболин и М. Попов (ТАК, LE).

Распространение. СССР (южный Казахстан, Киргизия).

16. *Neuroloma minjanense* (Rech. f.) Botsch. comb. nova. — *Parrya minjanensis* Rech. f. 1951, Phyton, 3, 1—2 : 62; ejusd. 1959, Symb. Afghan., 4 : 42, fig. 16. — *P. chitralensis* Jafri, 1956, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 22, 2 : 115. — *P. chitralensis* Rech. f. 1959, Sumb. Afghan. 4 : 41.

Тип: Afghanistan, Minjan Pass, 12 000 ft. 22 VII 1937, fl. et fr. imm., № 12679, W. Koelz (W). Не видел.

Распространение. Пакистан, Афганистан, Кашмир.

17. *Neuroloma minutum* (Botsch. et Vved.) Botsch. comb. nova. — *Parrya minuta* Botsch. et Vved. 1948, Бот. мат. (Ташкент), 12 : 9.

Тип: Таласский Алатау, гора в самых верховьях р. Майдантал, 17 VIII 1922, пл. № 1775, П. Баранов (ТАК).

Распространение. СССР (южный Казахстан).

18. *Neuroloma nudicaule* (L.) DC. 1824, Prodr. 1 : 156. — *Cardamine nudicaulis* L. 1753, Sp. pl. 2 : 654. — *C. articulata* Pursh, 1814, Fl. Amer. Septentr., 2 : 439. — *Cheiranthus scapiger* Adams, 1817, Mém. Soc. Nat. Moscou, 5 : 112. — *Arabis nudicaulis* (L.) DC. 1821, Reg. Veget. Syst. Nat., 2 : 240. — *Hesperis arabidiflora* DC. 1821, Reg. Veget. Syst. Nat., 2 : 454. — *H. scapigera* (Adams) DC. 1821, Reg. Veget. Syst. Nat., 2 : 454. — *Neuroloma arabidiflorum* (DC.) DC. 1824, Prodr. 1 : 156. — *N. scapigerum* (Adams) DC. 1824, Prodr. 1 : 156. — *Parrya macrocarpa* R. Br. 1824, in Parry, Voy. N.-W. Pass. App. 11, Bot. : 270, in adnot. — *P. integerrima* G. Don, 1831, General Syst. Gard. Bot., 1 : 173. — *P. scapigera* (Adams) G. Don, 1831, General Syst. Gard. Bot., 1 : 173. — *Neuroloma speciosum* Steudel, 1841, Nomencl. Bot. ed. 2, 2 : 193. — *Parrya linneana* Ledeb. 1841, Fl. Ross. 1, 1 : 131. — *P. nudicaulis* (L.) Regel, 1861, Bull. Soc. Nat. Moscou, 34, № 3 : 176. — *P. nudicaulis* (L.) Boiss. 1867, Fl. Orient. 1 : 159. — *Matthiola nudicaulis* (L.) Trautv. 1871, Тр. Петерб. бот. сада, 1, 1 : 51. — *Parrya arabidiflorum* (DC.) Nicholson, 1887, Ill. Dict. Gard., 3 : 25.

Тип: In Sibiria, fr. J. Gmelin (LINN). Не видел.

Распространение. СССР (от п-ова Канин и островов Новая Земля на западе, до Камчатки и Курильских островов на востоке, а на юг до среднего Урала, Саян и Забайкалья), США (Аляска), арктическая Канада.

19. *Neuroloma nuratense* (Botsch. et Vved) Botsch. comb. nova. —*Parrya nuratensis* Botsch. et Vved. 1941, Бот. мат. (Ташкент), 3 : 15.

Тип: Нуратинские горы, Тахку-Тау, по щебневому склону, 7 V 1913, цв. Е. Коровин (ТАК, LE).

Распространение. СССР (Узбекистан).

20. *Neuroloma pavlovii* (A. Vassil.) Botsch. comb. nova. — *Parrya linearifolia* Pavl. 1949, Вестн. АН КазССР, 1 : 29, non W. W. Smith, 1920. — *P. pavlovii* A. Vassil. 1969, Бот. мат. (Алма-Ата), 6 : 31.

Тип: Джамбульская обл., горы Каратау, в трещинах скал, под вершиной гор, над рекой Талдыбулак, около Актогоя, 1 VI 1948, пл. № 113, Н. Павлов (АА). Не видел.

Распространение. СССР (южный Казахстан).

21. *Neuroloma pinnatifidum* (Kar. et Kir.) Botsch. comb. nova. — *Parrya pinnatifida* Kar. ef Kir. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, № 1 : 147. — *P. pinnatifida* Kar. et Kir. var. *kizyl-arti* Korsh. 1898, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 5 sér., 9, 5 : 409.

Тип: In fissuris rupium summarum alpium Alatau ad fl. Lepsa et Sarchan, VI 1841, fl. et fr. imm. G. Karelin et I. Kirilov (LE).

Распространение. СССР (Таджикистан, Казахстан, Киргизия), Китай (Джунгария).

22. *Neuroloma popovii* (Botsch.) Botsch. comb. nova. — *Parrya nudicaulis* (L.) Regel γ. *linearifolia* Regel, 1870, Bull. Soc. Nat. Moscou, 43, 1, № 2 : 257, in adnot. — *P. caespitosa* M. Pop. 1940, Фл. Алмаат. заповедн. : 23, nom. nud. — *P. popovii* Botsch. 1965, Новости сист. высш. раст., 2 : 280.

Тип: Заилийский Алатау, западная часть хр. Турайгыр, восточнее горы Жаналан (2411 м), по скалам северного склона, 31 V 1953, цв., В. Голоскоков (LE).

Распространение. СССР (Казахстан, Киргизия).

23. *Neuroloma pulvinatum* (M. Pop.) Botsch. comb. nova. — *Parrya pulvinata* M. Pop. 1939, Фл. СССР, 8 : 646.

Тип: Хр. Таласский Алатау, дол. р. Кшп-Аксу бл. устья Бугуленсая, скалы, около 2800 м, 11 VII 1933, цв., И. Линчевский (LE).

Распространение. СССР (Узбекистан, южный Казахстан, Киргизия).

24. *Neuroloma runcinatum* (Regel et Schmalh.) Botsch. comb. nova. — *Parrya fruticulosa* Regel et Schmalh. β. *runcinata* Regel et Schmalh. 1877, Тр. Петерб. бот. сада, 5, 1 : 237. — *P. runcinata* (Regel et Schalh.) N. Busch, 1939, Фл. СССР, 8 : 264, 645.

Тип: Зеравшанский бассейн, перевал Каджара, 10900′, 20 VI 1870, цв., О. Федченко (LE).

Распространение. СССР (Таджикистан, Киргизия).

25. *Neuroloma rydbergii* (Botsch.) Botsch. comb. nova. — *Parrya platycarpa* Rydb. 1912, Bull. Torrey Bot. Club, 39 : 326, non Hook. f. et Thoms., 1861. — *P. rydbergii* Botsch. 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 178.

Тип: Utah, Uintah Mountains, VIII 1869, fr. № 54, S. Watson (UMO). Не видел.

Распространение. США (Юта, Вайоминг).

26. *Neuroloma saposhnikovii* (A. Vassil.) Botsch. comb. nova. — *Parrya saposhnikovii* A. Vassil. 1969, Бот. мат. (Алма-Ата), 6 : 19.

Тип: Центральный Тянь-Шань, Терскей Алатау, р. Каинды, против устья Карабели, каменистое ущелье, 5 VIII 1912, пл., В. Сапожников (TK). Не видел.

Распространение. СССР (Киргизия).

27. *Neuroloma saxifraga* (Botsch. et Vved.) Botsch. comb. nova. — *Parrya saxifraga* Botsch. et Vved. 1941, Бот. мат. (Ташкент), 3 : 15.

Тип: Западный Тянь-Шань, бассейн р. Ангрен, верховья р. Ангрен по дороге от сая Орта-Айлык до перевала Кем-Саз, каменист. щебенч. почва, 30 VII 1938, пл. № 401, А. Пятаева и И. Момотов (TAK).

Распространение. СССР (Узбекистан, Киргизия).

28. *Neuroloma schugnanum* (Lipsch.) Botsch. comb. nova. — *Parrya schugnana* Lipsch., 1935, Feddes Repert. 38 : 31.

Тип: Шугнан, скалы над рекой Гунт, район кишлака Демиона, 22 VII 1931, пл. № 611, С. Липшиц (MW, LE).

Распространение. СССР (Таджикистан).

29. *Neuroloma simulator* (E. Nikit.) Botsch. comb. nova. — *Parrya simulatrix* E. Nikit. 1967, Фл. КиргССР, дополн. 1 : 113. — ? *P. alba* E. Nikit. 1967, Фл. КиргССР, дополн. 1 : 113.

Тип: Центральный Тянь-Шань, сев. склон хр. Молдо-Тоо, левый приток в верховье р. Каракече, склон юго-восточный, полынный, почва каменистая, 17 V 1959, цв., И. Судницина (FRU, LE).

Распространение. СССР (Киргизия).

30. *Neuroloma stenocarpum* (Kar. et Kir.) Botsch. comb. nova. — *Parrya stenocarpa* Kar. et Kir. 3 I 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, № 1 : 147. — *P. stenoloma* Schrenk, 25 I 1842, Ind. sem. Hort. bot. Petropol. 8 : 69.

Лектотип: In rupibus montium Alatau inter fl. Baskan et Sarchan, VII 1841, fr. G. Karelin et I. Kirilov (LE).

Распространение. СССР (Таджикистан, Казахстан, Киргизия), Китай (Джунгария).

31. *Neuroloma stenophyllum* (M. Pop.) Botsch. comb. nova. — *Parrya stenophylla* M. Pop. 1939, Фл. СССР, 8 : 646.

Тип: Заилийский Алатау, р. Малая Алмаатинка, ледник Тююксу, морены-щебни, 7 VII 1936, цв. и мол. пл. М. Попов (AA, LE).

Распространение. СССР (Казахстан, Киргизия).

32. *Neuroloma subsiliquosum* (M. Pop.) Botsch. comb. nova. — *Parrya subsiliquosa* M. Pop. 1939, Фл. СССР, 8 : 645.

Лектотип: Заилийский Алатау, р. Талгар, у входа в щель над гидрометпостом, каменистое ущельице, 25 V 1936, цв., М. Попов (LE, AA).

Распространение. СССР (Казахстан, Киргизия), Китай (Джунгария).

33. *Neuroloma tianschanicum* (E. Nikit.) Botsch. comb. nova. — *Parrya tianschanica* E. Nikit. 1967, Фл. КиргССР, дополн. 1 : 112.

Лектотип: Центральный Тянь-Шань, Тогуз-Торовский район, ур. Кылдоо, субальпийский пояс, с.-в. склон, в трещинах скал, 24 VII 1957, цв. и мол. пл. Р. Айдарова и А. Убукеева (FRU). Не видел.

Распространение. СССР (Киргизия).

Примечание. Лектотип избран М. Г. Пахомовой.

34. *Neuroloma turkestanicum* (Korsh.) Botsch. comb. nova. — *Parrya macrocarpa* R. Br. var. *turkestanica* Korsh. 1898, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 5 sér., 9, 5 : 407. — *P. turkestanica* (Korsh.) N. Busch, 1939, Фл. СССР, 8 : 259, 644. — *P. nudicaulis* (L.) Regel subsp. *turkestanica* (Korsh.) Hultén, 1945, Fl. Alaska, Yukon, 5 : 892.

Лектотип: Алайский хребет, за перевалом Тенгизбай, на склонах гор и утесах, 10—11000′, 19 VI 1895, пл., С. Коржинский (LE).

Распространение. СССР (Таджикистан, Киргизия).

35. *Neuroloma villosulum* (Botsch. et Vved.) Botsch. comb. nova. — *Parrya villosula* Botsch. et Vved. 1941, Бот. мат. (Ташкент), 3 : 16.

Тип: Западный Тянь-Шань, бассейн р. Чаткал, верховья р. Сандалаш, котлов. басс. р. Ачикташ с.-в. склон перевала Минг-Булак, h = 2930 м, 17 VIII 1938, цв. № 1062, А. Пятаева и И. Момотов (TAK).

Распространение. СССР (Киргизия).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 30 XI 1971).

УДК 582 : 001.4 : 582.998

С. Ю. Липшиц

К ПОЗНАНИЮ РОДА *SAUSSUREA* DC. 4[1]

S. YU. LIPSCHITZ. TO THE KNOWLEDGE OF THE GENUS *SAUSSUREA* DC. 4

S. J. LIPSCHITZ. AD COGNITIONEM GENERIS *SAUSSUREA* DC. 4

Сообщаются результаты таксономической ревизии преимущественно китайских и японских представителей рода *Saussurea* DC. На основании изучения оригинальных образцов 26 видов рода отнесены в синонимы. Приводятся расширенные диагнозы *S. neofranchetii* Lipsch. (=*S. auriculata* Franch. [1887] non (DC.) Sch. Bip. [1846]) и *S. petiolata* Kom. ex Lipsch. Предлагается новая номенклатурная комбинация — *S. parviflora* var. *contracta* (Ledeb.) Lipsch.

[1] См.: 1. «Новости систематики высших растений», 1964 : 314—328; 2. «Ботанический журнал», 51, 10, 1966 : 1494—1499; 3. «Новости систематики высших растений», 8, 1971 : 247—252.

В настоящем сообщении излагаются результаты продолжающегося таксономического переобследования видов рода *Saussurea* DC., необычайно богатого представителями. Статья представляет один из фрагментов к составляемой монографии рода *Saussurea,* которой автор занимается много лет. Изучение типовых образцов ряда видов снова показало, что некоторые таксоны в роде *Saussurea* были описаны излишне и попадают в синонимы к ранее выделенным систематическим единицам. Таксоны, попадающие в синонимы, обозначены в последующем тексте звездочками. Другие заметки включают дополненные диагнозы таксонов, касаются их генетических взаимоотношений (положения в системе рода), дают новые сведения о типовых гербарных материалах (выделение лектотипов из синтипов, в случае гибели типа — установление неотипа), сообщают сведения по географии, расширяющие ареал данного таксона, содержат сводки литературных цитат видов и т. д. Все исследованные таксоны для удобства обозрения расположены по алфавиту видовых эпитетов. Названия гербариев, в которых хранятся изученные мной материалы, приводятся сокращенно в соответствии со справочником «Index Herbariorum».

Saussurea acromelaena Handel-Mazzetti

К этому виду, относящемуся к группе соссюрей с базальными листьями, имеющими сердцевидное основание, нужно причислить после изучения изотипа позднее описанную *S. reniformis* Ling. По-видимому, к числу синонимов *S. acromelaena* относится также *S. nivea* var. *nana* (Chen) Hand.-Mazz. Последняя известна мне лишь по описанию, образцов ее я не видел.

S. acromelaena Hand.-Mazz., 1936, Symb. Sin. 7, 4 : 1151; ejusd. 1937, Notizbl. Bot. Gart. Berlin 13 : 645; Hu, 1967, Quart. Journ. Taiwan Mus., 20, 3—4 : 313. — ? *S. discolor* var. *nana* Chen, 1934, Bull. Fan Mem. Inst. Biol., Bot. 5, 2 : 86; Hu, 1967, op. cit.: 322. — ? *S. nivea* var. *nana* (Chen) Hand.-Mazz. 1938, Acta Horti Gotoburg. 12 : 312. — *S. reniformis* Ling, 1949, Contr. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping 6, 2 : 77—78.

Typus *S. acromelaenae* Hand.-Mazz.: «W. Hupeh, IX 1901, № 2530, Wilson» (W!, photo LE!; isotypus NY!, photo LE!).

Typus *S. discoloris* var. *nanae* Chen: «Hsiao-wu-tai-shan, Nan-tai, 23 VIII 1923, C. W. Wang» (Ubi?, non visum).

Typus *S. reniformis* Ling: «Honan, Lushih-hsien, Laochüngshan, bois des hautes montagnes, 1400 m, 15 VIII 1935, № 5102, K. M. Liou» (PE, isotypus LE!).

Saussurea acrophila Diels

Изучение синтипа этого вида: «Schensi septentr., Tai-pai-shan, 10—20 VIII 1894, № 383, G. Giraldi» (FI!, photo LE!); «ibid., 10—20 IX 1897, № 8234, G. Giraldi» (FI!, photo LE!) и сравнение его с любезно присланной из Пекина фотографией типа * *S. paucijuga* Ling, имеющего этикетку «Shensi, Taipaishan, près de Pingangszu, 2800 m, 9 IX 1937, № 747, T. N. Liou et P. C. Tsoong» (PE, photo LE!) позволяет объединить оба таксона.

S. acrophila Diels, 1905, Bot. Jahrb. Syst. 36, 5; Beibl. 82 : 108; Ling, 1949, Contr. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping 6, 2 : 83; Hu, 1967, Quart. Journ. Taiwan Mus. 20, 3—4 : 313; Липшиц, 1968, Нов. сист. высш. раст. 1968 : 227. — *S. paucijuga* Ling 1949, op. cit.: 88—89.

Saussurea acropilina Diels

Так как тип этого вида: «Shensi, Tsing-ling-shan, Tai-pai-shan, 3300 m, № 2761, W. Limpricht», хранившийся в Берлин-Далеме, во время войны погиб, приходится избрать неотип.

S. acropilina Diels, 1922, Fedde Repert. Beih. 12 : 511; Ling, 1935, Contr. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping 3, 4 : 156—157 (f. *major* Ling : 156); Hand.-Mazz., 1937, Notizbl. Bot. Gart. Berlin 13 : 643; Hu, 1967, Quart. Journ. Taiwan Mus. 20, 3—4 : 313.

Neotypus: «Szechwan, Sungpan-hsien-roodside, 11 V 1928, № 4161, W. P. Fang» (LE!; isotypus AAH!, photo LE!).

Saussurea alpicola Kitamura

Анализ ряда образцов этого таксона, происходящих с п-ова Корея и Северо-Восточного Китая (Маньчжурия) (перечень их см. ниже), показал значительную изменчивость вида. Варьирование касается: высоты стебля, величины и формы листьев, надрезанности их края (почти цельнокрайние, более или менее глубоковыемчатые, зубчатые), характера основания пластинки листа (она бывает слегка клиновидной, усеченной или неясно сердцевидной), числа самых верхних листьев, подпирающих одиночную корзинку, величины последней.

S. alpicola Kitam., по моему мнению, тождественна ранее описанной В. Л. Комаровым *S. tomentosa* Kom., в синонимы к которой я ее отношу.

S. tomentosa Komarov, 1921, Not. Syst. (Leningrad) 2, 33—34 : 135; Липшиц, 1962, Фл. СССР 27 : 430—431, табл. 31, фиг. 1; он же, 1963, Not. Syst. (Leningrad) 22 : 254; Воробьев, 1966, в Опред. раст. Приморья : 422; Ворошилов, 1966, Фл. Сов. Дальн. Вост. : 433. — *S. alpicola* Kitam., 1933, Acta Phytotax. Geobot. 3 : 46 tantum nomen; ejusd. 1935, op. cit.: 4, 1 : 12; ejusd. 1937, Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ. ser. B, 13 : 207, tab. XXIII, fig. 1, *3*; Kitagawa, 1939, Rep. Inst. Sci. Res. Manch. 3, append. 1, 1939 (Lineam. Fl. Manshur.) : 461; ejusd., 1941, Rep. Inst. Sci. Res. Manch. 5, 5 : 150; Nakai, 1952, Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo 31 : 118 sub falso nomine *S. alpicola* (Nakai) Kitamura; Hu, 1967, Quart. Journ. Taiwan Mus. 20, 3—4 : 314. — *S. eriophylla* β. *alpina* Nakai, 1915, Bot. Mag. Tokyo 29 : 196; ejusd. 1923, Fl. Sylv. Koreana 14 : 118; Hu, 1967, op. cit. pro synon.

Typus *S. tomentosae* Kom.: «Приморская обл., Хабаровский округ (левобережье р. Амура), гора на левой стороне р. Кура, против устья р. Улунь, 31 VII 1910, И. В. Кузнецов» (LE!).

Изученные экземпляры (Specimina examinata): «Дуссэ Алин, каменисто-лишайниковая тундра на вершине горы, верховья Левой Буреи, 1 IX 1931, В. Б. Сочава» (LE!); «Бассейн р. Горина, верховья р. Дарья, скалы у вершины гольца, ~ 1700 м, 30 VIII 1931, № 135, Б. П. Колесников» (LE!)!; «Хабаровский край, бассейн р. Амгуни, хреб. Эткиль-Ямкан (отроги Дуссэ Алина), гольцы, 15 VII 1962, № 277, М. Пименов и В. Шага» (LE!). — Китай: «Пров. Ляонин, гора Чанбайшан, около горячих источников (Вэнь-цюань), 1710 м, 21 VII 1950, № 1513, Liou Tchen-ngo et Wu Chang-yuan» (LE!); «Пров. Ляонин, гора Чанбайшан, между дер. Нэйдаоли и горячими источниками (Вэньцюань), 21 VII 1950, № 401, Chang Yui Liang, Li Shu Hsiu, Wang Sui Kang» (LE!); «ibid. № 401, Noda et al.» (LE!); «ibid., между дер. Нэйдаоли и оз. Тяньчи, высокогорный луг, 2200 м, 22 VII 1950, № 475, M. Noda» (LE!); «ibid., горная степь, 1700 м, 1951, № 4088, Liou Tchen-ngo» (LE!); «Гириньская провинция, уезд Аньту, гора Байтаушань, около водопада, 7 VI 1951, № 4117, Chang Yui Liang» (LE!). — п-ов Корея: «Гора Соокпенсан, близ вершины, 29 VII 1957, № 515, Д. П. Воробьев» (Владивосток; photo LE!); «Prov. Kannan, Schinkogun, Tojomen, mt. Shajippo, 25 VII 1933, G. Koidzumi» (KYO!, photo LE!, specimina a cl. Kitamura sub nomin. *S. alpicola* determinata).

Saussurea apus Maximowicz

Еще В. И. Липский (пометка на образцах в Гербарии Ботанического института АН СССР) объединял *S. apus* Maxim., *S. pumila* Winkl. и *S. koslowii* Winkl. в один вид, под первым приоритетным названием.

Гандель-Маццети (Handel-Mazzetti, 1937) различал *S. apus* и *S. pumila* как самостоятельные таксоны. При этом он не касался *S. koslowii* и *S. humilis* Ostenf. Переобследование типового материала всех четырех таксонов заставляет меня признать реально существующими лишь два вида: *S. apus* (куда мной включаются **S. koslowii* и **S. humilis*) и *S. pumila* (см.).

Привожу табличку для их определения:

+Folia nervo medio valido margine plerumque pinnato-dentata, dentibus spinescentibus v. muricatis plus minusve pubescentia. Involucri phylla vix colorata ciliato-hirsuta . . . . *S. apus* Maxim.

++ Folia margine plerumque integerrima glabra. Involucri phylla intense nigro colorata glabriuscula . . . . *S. pumila* Winkl.

S. apus Maxim., 1881, Bull. Acad. Pétersb. 27 : 490; ejusd., 1881, Mél. biol. 11, 2—3 : 249—250; Комаров, 1920, Тр. Главн. бот. сада 34, 1 : 147; Hand.-Mazz., 1937, Notizbl. Bot. Gart. Berlin 13 : 654 in textu *S. pumilae* Winkl.; Hu, 1967, Quart. Journ. Taiwan Mus. 20, 3—4 : 315. — *S. koslowii* Winkl., 1894, Тр. Петерб. бот. сада 13, 2 : 241; Hu, 1967, op. cit.: 333, excl. identificat. — *S. humilis* Ostenf., 1922, in Hedin S. Tibet 6, 3 : 32, tab. 5, fig. 4; Липшиц, 1967, Бот ж. 52, 5 : 663 in textu *S. nanae* (Pamp.) Pamp.; Hu, 1967, op. cit.: 329.

Typus *S. apus* Maxim.: «Mongolia occid., alpes Nan-shan, 12 000 f., 18 (30) VII 1879, № 361, N. M. Przewalski» (LE!, isotypus LE!).

Typus *S. koslowii* Winkl.: «Tibetia borealis ad fluv. Hoang-ho superiorem, 1884, № 354, N. M. Przewalski» (LE!).

Typus *S. humilis* Ostenf.: «Northern or Inner Tibet, near Camp XLIV, 5127 m, 18 VIII 1901, S. Hedin» (S!, photo LE!).

Saussurea auriculata Franchet

Описывая этот таксон Франше не учел, что данный им видовой эпитет был использован раньше в названии другого представителя рода. Как поздний омоним вид Франше требует переименования.

Saussurea neofranchetii Lipsch. nom. nov. — *S. auriculata* Franch., 1887, Nouv. Arch. Mus. Paris, sér. 2, 10 : 40 (Pl. David. 2 : 78, 1888) non (De Candolle) Schultz Bipontinus 1846, nec Hemsley 1892; Hand.-Mazz., 1938, Acta Horti Gotoburg. 12 : 318; Hu, 1967, Quart. Journ. Taiwan Mus. 20, 3—4 : 316.

Typus: «Moupin, VIII 1869, l'Abbé David» (P!, photo LE!).

Новые материалы («Western Szechuan, № 4656, E. H. Wilson» sine indicatione loci natalis, AAH! photo LE!) позволяют дополнить описание Франше.

Ad descriptionem *S. auriculatae* cl. Franchet adde: Caulis interdum in parte superiore ramosus, ramis 6—12 cm longis apice calathidio magno solitario coronatis. Achenia 4—5 mm lg., glabra matura nigra apice coronulata. Pappus biserialis, setis exterioribus brevibus caducis scabris interioribus longioribus persistentibus plumosis.

***Saussurea auriculata** Hemsley, 1892

Conf. *S. macrota* Franch.

Saussurea bullockii Dunn

Исследование оригинальных образцов **S. tienmushanensis* Chen и **S. kwangtungensis* Chen заставило «закрыть» эти виды и присоединить их в качестве синонимов к *S. bullockii* Dunn. Дун (Дунн) сравнивает *S. bullockii* с *S. tanakae*. Чен (Chen), описывая *S. kwangtungensis*, не сравнивает его с каким-либо определенным таксоном, а лишь упоминает о том, что некоторые ботаники неправильно определяли его то как *S. triangulata* (Hemsley), то как *S. sutchuenensis* (Handel-Mazzetti). Чен приводит отличия *S. kwangtungensis* от упомянутых таксонов.

S. bullockii Dunn, 1903, Journ. Linn. Soc. Bot. 35 : 509; Ling, 1935, Contr. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping 3, 4 : 167; Липшиц, 1964, Нов. сист. высш. раст. 1964 : 321; Hu, 1967, Quart. Journ. Taiwan Mus. 20, 3—4 : 317. — *S. tienmoshanensis* Chen, 1935, Bull. Fan Mem. Inst. Biol., Bot. 6, 2 : 100, descr. incorr.; Ling, 1949, Contr. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping 6, 2 : 78—79, descr. corr.; Hu, 1968, Quart. Journ. Taiwan Mus. 21, 1—2 : 18—19. — *S. kwangtungensis* Chen, 1938, Bull. Fan Mem. Inst. Biol., Bot. 8 : 121; Hu, 1967, op. cit.: 334. — *S. tanakae* auct. non Franch. et Savat. ex Maxim.: Diels, 1901, Bot. Jahrb. Syst. 29 : 626; Hu, 1968, op. cit.: 17.

Lectotypus *S. bullockii* Dunn: «Kiukiang, Lushan Mts, 27 IX 1891, № 40, Bullock» (K!, photo LE!).

Paratypus: «China, prov. Hupeh, Fang, № 6692, A. Henry» (K!, photo LE!).

Typus *S. tienmoshanensis* Chen: «Tien-mo-shan, 30 IX 1925, № 4709, R. C. Ching» (NY!, photo LE!).

Specimen examinatum: «Chekiang, Si-tienmu-shan, 30 IX 1928, № D433, K. K. Tsoong» (PE!, photo LE!).

Typus *S. kwangtungensis* Chen: «Lo-Fo-Shan Mountain, 30 VIII—4 IX 1921, 800 m, № 6961, F. A. Mc Clure» (PE, photo LE!; isotypus: NY!, photo LE!).

Topotypus: «China, Kwangtung, Lah Fau Montain (Lofaushan), 9—27 VIII 1917, № 10954» (NY!, photo LE!); «ibid. 27—30 X 1916, № 10245» (NY!, photo LE!).

Saussurea conandrifolia Nakai

Ознакомление с образцом этого редкого корейского вида, снабженным этикеткой: «Korea, Kanhoku, mt. Tosho, 12 VIII 1933, G. Koidzumi» (KYO!, photo LE!) показывает, что этот таксон генетически близко стоит к китайской *S. fargesii* Franch. Но последний вид характеризуется более кожистыми твердыми листьями, снизу ясно беловойлочными.

***Saussurea dutaillyana** Franchet

После тщательного изучения типа *S. dutaillyana* Franch. (1896): «Chine, Su-tchuen oriental, district Tchen-keou-tin, R. P. Farges» (P!, photo LE!) и сравнения его с образцами *S. cordifolia* Hemsl. (1892), я пришел к заключению, что четкие различия между ними отсутствуют. Удлиненное, широкое, раскинутое соцветие, характерное для *S. dutaillyana*, наличествует на многих образцах *S. cordifolia*. Форма и размеры нижних, в основании ясно сердцевидных листьев, отсутствующих на типовом образце *S. dutaillyana*, по описанию, данному Франше, вполне совпадают с таковыми у *S. cordifolia*. Таким образом, *S. dutaillyana* Franch., 1896, Journ. Bot. Paris 10, 24 : 421; Diels, 1901, Bot. Jahrb. Syst. 29 : 626; Hu, 1967, Quart. Journ. Taiwan Mus. 20, 3—4 : 322—323 попадает в синонимы к *S. cordifolia* Hemsl., 1892, Journ. Linn. Soc. Bot. 29 : 310.

Saussurea edgeworthii Kitamura

Новое имя для *S. foliosa* (Edgew.) Hook. f. (1881) non Ledeb. (1829), предложенное Китамура (1969), является излишним, так как ранее (1967) мной для этого омонима узаконено другое название, что явствует из свода цитат: *S. stracheyana* (O. Kuntze) Lipsch., 1967, Animadv. Herb. Univ. Tomsk. 84 : 26. — *Theodorea stracheyana* O. Kuntze, 1891, Revis. Gen. Pl. 1 : 368, nomen. — *Aplotaxis foliosa* Edgew., 1846, Trans. Linn. Soc. 20 : 77, descr.; Walpers, 1846—1847, Repert. Bot. Syst. 6 : 282. — *Saussurea foliosa* (Edgew.) Hook. f., 1881, Fl. Brit. India 3 : 373, non Ledeb. 1829. — *S. edgeworthii* Kitam., 1969, Acta Phytotax. Geobot. 24, 1—2 : 4 nomen.

Typus: «Himala, ad alt. ped. 8000—9000, in silvis, infra Badrinath» (K!, photo LE!).

Saussurea epilobioides Maximowicz

На основании изучения типа **S. karlongensis* Hand.-Mazz. отношу последний таксон в синонимы *S. epilobioides* Maxim.

S. epilobioides Maxim., 1881, Bull. Acad. Pétersb. 27 : 495; ejusd. 1881, Mél. biol. 11, 2—3 : 256—257; Комаров, 1920, Тр. Глав. бот. сада 34, 1 : 40; Hu, 1967, Quart. Journ. Taiwan Mus. 20, 3—4 : 324. — *S. epilobioides* var. *cana* Hand.-Mazz. 1938, Acta Horti Cotoburg. 12 : 318; Hu, 1967, op. cit. : 324. — *S. karlongensis* Hand.-Mazz., 1938, op. cit. : 317; Ling, 1949, Contr. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping 6, 2 : 70; Hu, 1967, op. cit. : 333.

Syntypi *S. epilobioides* Maxim.: «China occidentalis, Terra Tangutorum (prov. Kansu), jugum S. a fl. Tetung, 12 (24) VIII 1872, № 350b, N. M. Przewalski» (LE!) et «China occidentalis, Regio Tangut (prov. Kansu), fl. Jussup-Chatylga, 9—10 000 ft. s. m., 11 (23) VII 1880, № 555, N. M. Przewalski» (LE!).

Lectotypus: № 350b; paratypus № 555.

Typus *S. epilobioides* var. *canae* Hand.-Mazz.: «Sikang, Kangting (Tachienlu), Hsintientzu in valle Chungo, ca. 3800 m, 24 VIII 1934, № 11383, H. Smith» (GB, non visum). — Specimen examinatum: «South-western Kansu, Upper Tebbu country, northern slopes of Minshan range, west of Shimen, 12 500—13 500 ft., VII 1925, № 13 034, J. F. Rock» (LE!).

Typus *S. karlongensis* Hand.-Mazz.: «Prov. Sze-ch'uan bor.-occid., Karlong in sylva primaeva abietina, ca. 3500 m s. m., 4 VIII 1922, № 3026, H. Smith» (W!, photo LE!).

***Saussurea graminicola** Chen

S. graminicola Chen, 1938, Bull. Fan Mem. Inst. Biol., Bot. 8, 3 : 124; Hu, 1967, Quart. Journ. Taiwan Mus. 20, 3—4 : 327.

Автором этот вид сравнивается с *S. wardii* Anthony. На основании изучения типа: «W. China, Without precise locality, grassland, alt. 11—13 000 ft. VII 1903, № 3901, Wilson» (BM!, photo LE!) таксон кажется тождественным с этим видом.

Saussurea griffithsii Boissier

S. griffithsii Boiss., 1856, Diagn. Pl. Nov., sér. 2, 3 : 47. — *S. griffithii* Boiss., 1875, Fl. Orient. 3 : 566; Kitamura, 1960, Fl. Afghan. (Res. Kyoto Univ. Sci. Exp. Karakoram a. Hindukush, 2) : 439.

На основании любезно присланной из Женевы фотографии типа: «In regno Cabulico, Griffith» (G, photo LE!) и описания считаю этот редкий вид очень близким к *S. elegans* Ledeb. Экземпляр с печатной этикеткой: «Herbarium of the late East India Company, № 3261, Affghanistan, herb. Griffith» (LE!) представляется изотип вида.

***Saussurea hakonensis** Franchet et Savatier

Распространенный как эксикат (с приложением латинского диагноза) вид *S. hakonensis* Franch. et Savat., 1866—1871, in exsicc.: «Savatier, Pl. Jap., sér. 1, № 675» cum diagn., имеющий этикетку «In montibus Hakone, 31 VIII 1871, № 675, Savatier» (LE!) полностью тождествен *S. maximowiczii* Herd. (1868), в синонимы к которому и должен быть отнесен.

***Saussurea hemsleyana** Handel-Mazzetti

Conf. *S. macrota* Franch.

***Saussurea humilis** Ostenfeld

Conf. *S. apus* Maxim.

***Saussurea hylophila** Handel-Mazzetti

Conf. *S. stricta* Franch.

*Saussurea karlongensis Handel-Mazzetti

Conf. *S. epilobioides* Maxim.

*Saussurea kirigaminensis Kitamura

Conf. *S. modesta* Kitam.

*Saussurea kitamurae Hu

Conf. *S. macrota* Franch.

*Saussurea koslowii Winkler

Conf. *S. apus* Maxim.

Saussurea kungii Ling

На основании сравнения изотипа *S. kungii* Ling с фотографией типа *S. oligocephala* (Ling) Ling считаю оба таксона одинаковыми. *S. kungii* в системе рода находит место в подсекции *Rosulascentes* Kitam. (ср. Acta Phytotax. Geobot. 24, 1—2, 1969 : 22).

S. kungii Ling, 1935, Contr. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping 3, 4 : 158, pl. 28; ejusd., 1949, op. cit. 6, 2 : 83, descr. corr.; Hu, 1967, Quart. Journ. Taiwan Mus. 20, 3—4 : 333. — *S. oligocephala* (Ling) Ling, 1949, op. cit. : 83—85. — *S. acrophila* var *oligocephala* Ling, 1935, op. cit. : 155; Hu, 1967, op. cit. : 313.

Isotypus *S. kungii* Ling: «Shensi, Yang-hsien, in forest, 1900m, 7 IX 1933, № 3593, H. W. Kung» (PE!, photo LE!).

Typus *S. acrophilae* var. *oligocephalae* Ling: «Shensi, Taipaishan, Mingsinsze, shaded slope, 2900 m, 6 VIII 1933, № 1902, T. P. Wang» (PE, photo LE!).

*Saussurea kwangtungensis Chen

Conf. *S. bullockii* Dunn

Saussurea lacostei Danguy

S. lacostei Danguy, 1907, Journ. Bot. Paris 21 : 52.

Знакомство с типом: «Vallée d'Arpalik, conteforts du Mouztag-ata, roches rouges, alt. 3000 m, 4 VIII 1906, № 20, Lacoste» (P!, photo LE!) и многочисленными новыми сборами (topotypus): «Куэньлунь, Кашгария, ущелье Арпалык-Дарья в 10 км от Кызыл-Давана, ок. 3000 м, 6 XII 1941, № 9, В. И. Серпухов» (LE!) выяснило, что этот вид генетически близко стоит к *S. turgaiensis* B. Fedtsch. Автором таксона *S. lacostei* без основания сравнивалась с *S. salemannii* Winkl.

S. lacostei Danguy (1907) affinis *S. turgaiensis* B. Fedtsch. est, sed vix differt calathidiis majoribus, involucri phyllis exterioribus acuminatis, foliis scaberrimis.

*Saussurea leucota Handel-Mazzetti

S. leucota Hand.-Mazz., 1938, Acta Horti Gotoburg. 12 : 313—314, fig. 5; Hu, 1967, Quart. Journ. Taiwan Mus. 20, 3—4 : 336.

Typus: «Sikang, Taofu (Dawa) distr., Taining (Ngata) mont. or. in duriprato, 3700—3900 m s. m., 7 IX 1934, № 11847, H. Smith» (W!, photo LE!).

Сопоставление типа и образцов *S. leucota* Hand.-Mazz. с типом и многочисленными образцами *S. salicifolia* (L.) DC. показало их тождественность. Причисленный Гандель-Маццетти к *S. leucota* образец из Китая «H. Smith, № 12118» (W!, photo LE!), по моему мнению, представляет *S. polycephala* Hand.-Mazz. (=*S. thibetica* Franch. non Winkl.).

Saussurea macrota Franchet

Как выяснилось из исследования оригиналов ряда видов, перечисленных ниже, они попадают в синонимы к *S. macrota* Franch.

Saussurea macrota Franch., 1894, Journ. bot. Paris 8, 20 : 343; Hu, 1967, Quart. Journ. Taiwan Mus. 20, 3—4 : 337. — *S. auriculata* Hemsl., 1892, Journ. Linn. Soc. Bot. 29 : 308, non (De Candolle) Schultz Bipontinus (1846), nec Franchet (1887); Diels, 1901, Bot. Jahrb. Syst. 29 : 626. — *S. otophylla* Hemsl. (20 XII) 1905, Journ. Linn. Soc. Bot. 36 : 514, nomen (non Diels XI 1905). — *S. Hemsleyana* Hand.-Mazz., 1937, Notizbl. Bot. Gart. Berlin, 13 : 647, nomen; Hu, 1967, op. cit. : 328. — *S. kitamurae* S. Y. Hu, 1967, op. cit. : 316, nom. superfl. — *S. otophylla* Diels, 1905, Bot. Jahrb. Syst. 36, 5, Beibl. 82 : 109; Ling, 1935, Contr. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping 3, 4 : 167; Hand.-Mazz., 1937, op. cit. : 646, descr. ampla; Walker, 1941, Contr. Unit. Stat. Nat. Herb. 28, 4 : 673; Ling, 1949, Contr. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping 6, 2 : 69—70 incl. var. *cinerea* Ling : 70; Hu, 1968, Quart. Journ. Taiwan Mus. 21, 1—2 : 4.

Typus *S. macrotae* Franch.: «Chine, Su-tchuen-oriental, montagnes de Tchen-keou-tin, 2500 m, R. F. Farges» (P!, photo LE!).

Typus *S. auriculatae* Hemsl.: «Hupeh, Fang at 7000 to 9500 ft, № 6789, Dr. A. Henry» (K!, photo LE!).

Syntypi *S. otophyllae* Diels: «Tai-pa-shan, Miao wang shan, VIII 1899, № 3009, J. Giraldi» (FI!, photo LE!). Topotypus: ibid. VIII 1899, № 380, J. Giraldi» (FI!, photo LE!).

Saussurea modesta Kitamura

Сравнение двух видов *S. modesta* Kitam. и **S. kirigaminensis* Kitam. заставило меня объединить эти таксоны в один под первым приоритетным названием. *S. kirigaminensis* представлена образцами, лишь несколько менее ветвистыми и с менее сизыми листьями. Но эти признаки в данном случае не носят видового порядка, а характерны для внутривидовой изменчивости.

S. modesta Kitam., 1933, Acta Phytotax. Geobot. 2, 1 : 46; ejusd. 1935, op. cit. : 4, 1 : 6; ejusd. 1937, Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ. ser. B, 13 : 165—166, pl. XXI, fig. 2; Ohwi, 1965, Fl. Jap. : 915. — *S. kirigaminensis* Kitam. 1934, Acta Phytotax. Geobot. 3 : 101; ejusd. 1935, op. cit.: 4, 1 : 6; ejusd. 1937, op. cit. : 166, pl. XXI, fig. 1; ejusd. 1950, Iconogr. plant. As. orient. 5, 1 : 454—455, tab. CXXXIX; Ohwi 1965, op. cit. : 915.

Typus *S. modestae* Kitam.: «Hondo, prov. Bingo, Hiwagun, Onukamura mt. Nekoyama ad cacumen 1195 m alt., culta in horto, X 1932, K. Yamaguchi» (KYO!, photo LE!).

Topotypus *S. kirigaminensis* Kitam.: «Hondo, prov. Shinano, mt. Kirigamine, 4 (vel 9?) IX 1932, H. Tobita» (LE!, determ. S. Kitamura). Spec. examin.: «Hondo, Kiyosato in Kai, 31 VIII 1955, № 1224, M. Togasi». (LE!).

***Saussurea namikawae** Kitamura

Недавно найденная в Гималаях *S. namikawae* Kitam., 1969, Acta Phytotax. Geobot. 24, 1—2 : 5—6 сравнивается автором с *S. tridactyla* Sch. Bip. ex Hook. f. От последней Китамура свой вид отличает более широкими и длинными (около 8 мм дл.) семянками, на верхушке имеющими короткие белые курчавые волоски. Ознакомление с паратипом вида: «Nepal, near Tsarka, 5000 m, 17 VIII 1958, № 13, K. Nishioka» (KYO!, photo LE!) показало идентичность этого таксона с *S. medusa* Maxim. (1881). Семянки *S. medusa* в зрелом виде тоже крупные (веретеновидные), темноокрашенные. Таким образом, в ареал последнего вида следует включить Гималаи.

***Saussurea oligocephala** (Ling) Ling

Conf. *S. kungii* Ling.

***Saussurea otophylla** Diels

Conf. *S. macrota* Franch.

***Saussurea otophylla** Hemsley

Conf. *S. macrota* Franch.

***Saussurea parasclerolepis** A. Baranov et Skvortzov

S. parasclerolepis A. Baran. et Skvortz., 1966, Quart. Journ. Taiwan Mus. 19, 1—2 : 163—164.

Typus: «Manshuria borealis, prov. Heilungkiang, Jugum Chingan Minor, prope stationem viae ferreae Yitshun, 28 VII 1944, A. Baranov» (Herb. Instit. Silviculturae et Pedologiae Acad. Sci. Sinicae, Shenyang, Mukden olim, non visum).

Авторами сравнивается с *S. sclerolepis* Nakai et Kitag. Из описания *S. parasclerolepis* она мне кажется идентичной *S. recurvata* (Maxim.) Lipsch., 1961, Not. Syst. (Leningrad) 21 : 374; ejusd., 1962, Фл. СССР 27 : 445.

***Saussurea pennata** Koidzumi

Сравнение образца *S. pennata* Koidzumi, (1915, Bot. Mag. Tokyo 29 : 156; Kitamura, 1937, Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ. ser. B, 13 : 196—197, tab. XXIII, fig. 1, *4*; Ohwi, 1965, Fl. Jap. : 918) с типом *S. sagitta* Franch., 1897, Bull. Herb. Boiss. 5, 7 : 540 показало их полное совпадение. В силу этого *S. pennata* Koidz. должна быть отнесена в синонимы к *S. sagitta* Franch.

Saussurea petiolata Komarov ex Lipschitz

Saussurea petiolata Komarov ex Lipschitz, 1962, Фл. СССР 27 : 465 in adnot., descr. ross.; Липшиц, 1963, Not. Syst. (Leningrad) 22 : 242—243, descr. brev. latina; Воробьев, 1966, в Опред. раст. Приморья : 424.

Descriptio emendata: Caulis ca. 1 m alt. et ultra, angulatus, sulcatus, subglaber, in parte superiore ramosus. Folia interiora ovato-triangulata, magna (ca. 14 cm lg. et 11 cm lt.) basi nunc inconspicue cordata nunc subcuneata, longipetiolata, petiolo ca. 15 cm lg., supra viridia plus minusve aspera, subtus pallidiora, glabriuscula, margine inaequaliter denticulata, denticulis mucronulatis; folia caulina media et superiora sursum gradatim minora breviter petiolata vel subsessilia. Calathidia numerosa inflorescentiam generalem (paniculam diffusam) formantia. Calathidia ca. 1.5 cm alt. et 0.5—0.8 cm in diam. Involucri phylla 5—6-seriata imbricata, pubescentia, apice obtusata et barbellata. Flores minuti ca. 10—12 mm lg., tubi pars angusta ca. 5—6 mm lg. partem inflatam subaequilonga. Achenia immatura. Pappus sordidus biserialis, setis externis minutis caducis scabris, intimis plumosis.

Typus: «Гора Лоонелаза в южном Сихотэ-Алине, 6 IX 1930, № 1054, И. К. Шишкин» (LE!).

***Saussurea pseudo-gracilis** Kitamura

На основании сопоставления образцов этого корейского вида, определенных С. Китамура и имеющих этикетку: «Korea, prov. Keihoku, mt. Kayasan near Kai-in-ji, 23 VIII 1935, G. Koidzumi» (KYO! photo LE!) с типом *S. gracilis* Maxim. приходится оба таксона объединить.

Saussurea gracilis Maxim. 1874, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 19 : 518—519; ejusd. 1874, Mél. Biol. 9 : 343. — *S. bicolor* Léveille et Vaniot, 1909, Bull. Géogr. Bot. Mans 20 : 145; Chen, 1935, Bull. Fan Mem. Inst. Biol., Bot. 6, 2 : 89 pro syn.; Липшиц, 1965, Нов. сист. высш. раст. 1965 : 253 pro syn. — *S. pseudo-gracilis* Kitam. 1936, Acta Phytotax. Geobot. 5 : 246; ejusd., 1937, Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ. ser. B, 13 : 164, pl. XX, fig. 2.

Saussurea pumila Winkler

S. pumila Winkl., 1894, Тр. Петерб. бот. сада 13, 2 : 244; Комаров, 1920, Тр. Глав. бот. сада 34, 1 : 149; Hand.-Mazz. 1937, Notizbl. Bot. Gart. Berlin 13 : 654; Hu, 1968, Quart. Journ. Taiwan Mus. 21, 1—2 : 10. — *S. apus* auct. non Maxim.: Mattfeld, 1933, Journ. Arnold Arbor. 14, 1 : 41.

Typus: «Tibet borealis, prope Burchan-Budda 10—15500 ft, VIII 1884, № 376, N. M. Przewalski» (LE!, isotypus LE!).

Conf. *S. apus* Maxim.

***Saussurea reniformis** Ling

Conf. *S. acromelaena* Hand.-Mazz.

Saussurea sajanensis Gudoschnikov

Новые материалы (topotypus: «Красноярский край, Западный Саян, озеро Анзер-куль, скалы и подножья их, 1 VIII 1963, С. В. Гудошников и Н. Бочкарев» LE!) показывают, что нередко на растениях имеется несколько (2—3) корзинок. Вопреки высказанному мной ранее мнению (ср. Липшиц, 1962, Фл. СССР 27 : 433) этот вид несомненно генетически близок к *S. parviflora* var. **contracta** (Ledeb.) Lipsch. comb. nova. (=*S. serrata* var. *contracta* Ledeb., 1845, Fl. ross. 2 : 667).

***Saussurea silvestri** Pampanini

Исследование лектотипа *S. silvestri* Pamp. (1911, Nuovo Giorn. Bot. Ital. n. s. 18 : 94), имеющего этикетку: «Outan-scian, 2050 m, IX 1907, № 2743, Silvestri» (FI!, photo LE!) заставляет включить этот таксон в синонимы к *S. conyzoides* Hemsl., 1892, Journ. Linn. Soc. Bot. 29 : 309; Липшиц, 1965, Нов. сист. высш. раст. 1965 : 263.

***Saussurea sinica** Hu

Ху (Hu) в 1968 г. (Quart. Journ. Taiwan Mus. 1968, 21, 1—2 : 14) предложил новое имя для *S. stricta* Franch. (1894). Он считает, что *S. stricta* Franch. (1894) является поздним омонимом другого вида — *S. stricta* Spreng. ex DC. (1838). Но новое имя, предложенное Ху, излишне по той причине, что *S. stricta* Spreng. ex DC. не есть опубликованный вид, а представляет лишь «nomen nudum», упомянутый среди многочисленных синонимов *Aplotaxis carthamoides* Hamilt. ex DC. Conf. *S. stricta* Franch.

Saussurea stricta Franchet

Исследование типа **S. hylophila* Hand.-Mazz. и сопоставление его с типом *S. stricta* Franch. показало их тождество. Имя *S. sinica* Hu (см.), предложенное для *S. stricta* Franch., является излишним. В синонимы к этому виду на основании изучения типа попадает также **S. subcordata* Chen (см.).

S. stricta Franch., 1894, Journ. Bot. Paris 8, 20 : 342, non Sprengel ex De Candolle, 1938, Prodr. 6 : 540; Diels, 1901, Bot. Jahrb. Syst. 29 : 626. — *S. subcordata* Chen, 1935, Bull. Fan Mem. Inst. Biol., Bot. 6, 2 : 98; Hu, 1968, Quart. Journ. Taiwan Mus. 21, 1—2 : 16. — *S. hylophila* Hand-Mazz., 1936, Symb. Sin. 7, 4 : 1148, Taf. XIX, Abb. 6; Hu, 1967, Quart. Journ. Taiwan Mus. 20, 3—4 : 329. — *S. sinica* Hu, 1968, Quart. Journ. Taiwan Mus. 21, 1—2 : 14, nomen superfluum pro *S. stricta* Franch. (1894) est. *S. stricta* Sprengel ex De Candolle (1838) tantum nomen nudum pro synon. *Aplotaxis carthamoides* Buch.-Hamilt. ex DC. est.

S. stricta Franch. сравнивается автором с *S. grandifolia* Maxim. *S. hylophila* Hand.-Mazz. сближается автором с *S. dolichopoda* Diels и *S. cordi-*

folia Hemsl. По моему мнению, *S. stricta* описана по образцу с несколько более пышно развитым общим соцветием.

Typus *S. strictae* Franch.: «Chine, Su-tchuen oriental, montagnes de Han-ky-se, près de Tchen-keou, 2000 m, № 1140, Farges» (P!, photo LE!).

Typus *S. hylophilae* Hand.-Mazz.: «Yunnan bor.-occid., prope fines Tibeto-Birmanicas infer fluvios Lu-djiang (Salween) et Djion--djiang (Irrawadi orient. super.), in ... vallis sub monte Combala supra Tschamutong, 2300—3100 m, 14—17 VIII 1916, № 9857, collect. indigenus in exped. H. Handel-Mazzetti» (W!, photo LE!).

Isotypus *S. subcordatae* Chen: «Szechuan, Mo-tien-ling, 2200 m, 1 IX 1930, № 22470, F. T. Wang» (AAN!, photo LE).

Saussurea subcordata Chen

В описании вида (Chen, 1935, Bull. Fan Mem. Inst. Biol., Bot. 6, 2 : 98) автором сравнивается с *S. bullockii* Dunn и *S. dutailleyana* Franch. Среди недавно полученных из Гербария Арнольд-Арборетума неопределенных материалов по роду *Saussurea* удалось обнаружить изотип *S. subcordata*: «Szechuan, Mo-tien-ling, 2200 m, 1 IX 1930, № 22470 F. T. Wang» (AAH!, photo LE!). *S. subcordata* оказалась тождественной *S. stricta* Franch., в синонимы к которой помещена.

Saussurea tienmoshanensis Chen

Conf. *S. bullockii* Dunn

Saussurea tomentosa Komarov

Conf. **S. alpicola* Kitam.

Примечание. После сдачи статьи в печать появилась публикация S. Kitamura (Acta Phytotax. Geobot. 25, 1, 1971 : 1), в которой он также объединил *S. modesta* с *S. kirigaminensis* в один вид.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 1 X 1971).

УДК 581.9 : 582.526.42 (574.3)

С. М. Горожанкина

К ГЕОБОТАНИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ ЛЕСОВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ КАЗАХСКОГО МЕЛКОСОПОЧНИКА

С 3 рисунками

S. M. GOROZHANKINA. TO THE GEOBOTANICAL CHARACTERISTICS OF FORESTS IN THE NORTH-WESTERN PART OF KAZAKHSTAN HILL-LAND

Излагаются результаты геоботанического обследования сосновых, березовых и осиновых лесов на территории Кокчетавской области. Распределение лесных формаций и ассоциаций обусловлено формой рельефа и влагообеспеченностью. В пределах каждой формации ассоциации образуют экологический ряд с вершины увала к его подножью.

Летом 1967 г. по заданию Казахского научно-исследовательского института лесного хозяйства нами было проведено геоботаническое обследование лесов на территории Кокчетавской области в пределах Урум-

кайского, Буландинского и части Золотоборского лесхозов. Была поставлена цель — выявить и охарактеризовать основные ассоциации лесных формаций в связи с экологическими условиями обитания.

Обследована юго-восточная часть лесостепного высотного пояса (см. Природное районирование Северного Казахстана, 1960). В районе распространены метаморфические коренные породы и древние коры выветривания (Драверт, 1940). В геоботаническом отношении район мало изучен и слабо освещен в литературе. Большинство имеющихся работ посвящено нагорным соснякам на гранитах в окрестностях курорта Боровое (Гордягин, 1897; Сиязов, 1908; Лимберг, 1948; Сукачев, 1948, и др.), а леса прилегающей к ним территории геоботаниками не обследовались. В работах лесоводов (Грибанов, 1966) главное внимание уделяется характеристике древесного яруса, нижние ярусы фитоценозов почти не затрагиваются описаниями.

В районе работ нами была проложена сеть маршрутов, пересекающих основные формы рельефа. По ходу маршрутов проводились геоботанические описания всех лесных фитоценозов, сопровождавшиеся почвенными прикопками. Названия почв давались по классификации, разрабатываемой почвоведами института. В данной статье излагаются некоторые результаты камеральной обработки материала, на основании которой составлены прилагаемые схематические глазомерные профили каждой формации.

Для рельефа территории характерны сглаженные увалы, чередующиеся с обширными межувальными понижениями. Климат местности резко засушливый, континентальный. Форма рельефа и влагообеспеченность являются ведущими в формировании лесорастительных условий и распределении лесных формаций и ассоциаций.

Леса на территории обследования представлены тремя формациями: сосновой (эдификатор — *Pinus silvestris* L.), березовой (*Betula verrucosa* Ehrh.) и осиновой (*Populus tremula* L.). Сосняки занимают более половины лесопокрытой площади. Широким распространением пользуются и березовые леса. Очень часто они являются производными на месте сосновых гарей и вырубок, о чем свидетельствует обильный подрост сосны во многих фитоценозах. Осинники встречаются относительно редко. Наибольшей экологической амплитудой обладают сосняки, они приурочены к повышенным участкам рельефа с сухими и бедными почвами. Осинники, напротив, к наиболее пониженным участкам, хорошо или избыточно увлажненным, с относительно богатыми почвами. Березняки занимают среднее положение между первыми двумя формациями по своему положению в рельефе.

Все леса имеют очень несложную структуру с изреженным кустарниковым ярусом и травяным напочвенным покровом. Подлесок почти повсеместно представлен шиповником коричным, имеет незначительное покрытие. Травяной покров слагается обычными, широко распространенными видами мезофитов и лугово-лесных растений, это злаки *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth и *Brachypodium pinnatum* (L.) P. B. и некоторые виды разнотравья: *Rubus saxatilis* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Fragaria vesca* L., *Lathyrus pisiformis* L. Большое участие в травостое принимают светолюбивые мезоксерофиты: *Libanotis sibirica* C. A. M., *Peucedanum morissonii* Bess., *Artemisia latifolia* Ledeb., *Filipendula hexapetala* Cilib. Моховой покров обычно почти не развит. Зеленые лесные мхи изредка образуют тонкие дерновинки у основания стволов, по влажным микрозападинкам и имеют незначительное покрытие.

В своем распределении по рельефу сообщества подчинены строгой закономерности, которая не затушевывается даже сильным антропогенным воздействием. В сходных условиях обитания в разных формациях формируются параллельные ассоциации, среди которых наибольшим распространением пользуются разнотравно-вейниковые и разнотравно-коротконожковые. Травяной покров в лесах чутко реагирует на изменения условий обитания. С ухудшением влагообеспеченности резко снижается про-

ективное покрытие травостоя, возрастает процент участия мезоксерофитов вплоть до полной замены ими мезофильных видов. В ряде случаев доминирование переходит к степнякам, к *Festuca sulcata* Hack. и *Avenastrum desertorum* Podp. И наоборот, в отрицательных элементах рельефа, где создаются условия обильного или избыточного увлажнения, в напочвенном покрове преобладают влаголюбивые и гигрофильные виды: *Agrostis alba* L., *Filipendula ulmaria* Maxim., *Carex vesicaria* L. Экологические условия сказываются не только на состоянии нижних ярусов фитоценозов, но и на характере древостоя, на степени сомкнутости крон и бонитете. Так, наиболее сухие и повышенные места обычно заняты сосняками V и Va бонитета, деревья имеют неразвитые кроны, тонкие (12—15 см) стволы, сухие нижние ветви, увешанные лишайниками. Травяной покров в таких фитоценозах изреженный, фрагментарный, ксероморфный. Леса, развивающиеся в условиях нормального и обильного увлажнения, имеют, как правило, II—III бонитет и густой моховый покров с преобладанием мезофитных видов мхов.

Сосняки

Как уже было отмечено, сосновые леса занимают преимущественно повышенные участки рельефа: вершины высоких увалов, крутые южные склоны. Значительно реже они спускаются по шлейфам в межувальные понижения. Обладая наибольшей, по сравнению с березняками и осинниками, экологической амплитудой и будучи более широко распространены, сосновые леса характеризуются относительно большим числом ассоциаций. На схематическом профиле (рис. 1) показано распределение по рельефу и приуроченность к почвам основных ассоциаций, которые в перечисленной последовательности составляют экологический ряд с вершины увала к его подножью: сосняк антеннариевый, С. разнотравно-костяничный, С. разнотравно-вейниковый, С. разнотравно-коротконожковый, С. разнотравно-перловниковый, С. разнотравно-овсецовый, С. разнотравно-типчаковый. Из них наибольшим распространением пользуются сосняки разнотравно-вейниковые и разнотравно-коротконожковые. В этом ряду богатство почвы нарастает сверху вниз, а влагообеспеченность к обоим концам ряда падает, достигая максимума в средних и нижних частях склонов северной экспозиции, чему соответствует положение ассоциаций разнотравно-коротконожковой и разнотравно-перловниковой. Верхнюю часть профиля с сухими и бедными почвами занимают сосняки антеннариевые и разнотравно-костяничные, ниже следуют сосняки разнотраво-вейниковые. Сосняки разнотравно-коротконожковые и разнотравно-перловниковые занимают центральное положение в экологическом ряду формации. При переходе в межувальные понижения на границе со степью вновь нарастает дефицит влаги, и здесь типичны остепненные сосняки с разнотравно-овсецовым и разнотравно-типчаковым покровом.

Приводим индивидуальную характеристику ассоциаций.

Сосняк антеннариевый встречается на гребнях высоких увалов и вершинах крутых южных склонов, на дерново-буро-осолоделых и слабодерново-буро-осолоделых почвах. Здесь создаются самые неблагоприятные для сосны и ряда других растений условия произрастания. Малая мощность почвенного профиля и постоянный дефицит влаги отрицательно сказываются на всех ярусах фитоценоза. Древостой (10С+Б) угнетен, V—Va бонитета, 10—11 м высоты, сомкнутость крон 0.7—0.8. Подлесок представлен единичными чахлыми кустиками *Rosa cinnamomea* L. и *Salix rosmarinifolia* L., имеющими ничтожное покрытие. В некоторых случаях подлесок формируется березой *Betula verrucosa*, которая не выходит в древесный ярус и растет в форме невысоких кустов (1.5—2 м). Травяной покров фрагментарный, бедный видами, ксероморфный, общее проективное покрытие 20—25%, внутри пятен 55—60%. Доминант *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. образует небольшие латки с обилием по

Друде сор.₁; между ними рассеянно встречаются *Artemisia latifolia*, *Calamagrostis arundinacea* и редко *Trifolium lupinaster* L., *Silene nutans* L.

Сосняк разнотравно-костяничный занимает местообитания, сходные с предыдущими сосняками, но несколько менее суровые. На это указывает и лучшее состояние древостоя, и более богатый видовой состав травяного покрова. Сосняки разнотравно-костяничные обычно встречаются на плоских вершинах увалов и верхних частях склонов различной экспозиции с дерново-буро-осолоделыми и слабо-дерново-буро-осолоделыми почвами. Древостой (10С+Б) IV бонитета, 14—15 м высоты, сомкнутость крон 0.7—0.8. Подлесок редкий из *Rosa cinnamomea*. Травяной покров фрагментарный, изреженный, общее проективное покрытие 25—30%, внутри пятен 55—60%. Доминант *Rubus saxatilis*, сор.₂, произрастает куртинками величиной в несколько квадратных метров; внутри них рассеянно встречаются *Calamagrostis arundinacea, Filipendula hexapetala, Fragaria viridis* Duch., единично *Ramischia secunda* (L.) Garcke.

Ассоциации	Почвы
рз-типч	ЧЮ
рз-овс	ЧЮ
рз-кр	СЛ
рз-кр	СЛ
рз-вей	Д-Б-Ос
ант	Д-Б-Ос
ант	сД-Б-Ос
ант	сД-Б-Ос
рз-вей	сД-Б-Ос
рз-вей	Д-Б-Ос
рз-вей	Д-Б-Ос
рз-кс	Д-Б-Ос
рз-кс	сД-Б-Ос
рз-кр	Д-Б-Ос
рз-кр	Д-Б-Ос
рз-перл	СЛ
рз-кр	СЛ
рз-кр	СЛ

юг — север

Рис. 1. Схематический профиль ассоциаций сосновой формации.

Ассоциации: *рз-типч* — разнотравно-типчаковая; *рз-овс* — разнотравно-овсецовая; *рз-кр* — разнотравно-коротконожковая; *рз-вей* — разнотравно-вейниковая; *ант* — антеннариевая; *рз-кс* — разнотравно-костяничная; *рз-перл* — разнотравно-перловниковая. Почвы: *ЧЮ* — чернозем южный; *СЛ* — серая лесная; *Д-Б-Ос* — дерново-буроосолоделая; *сД-Б-Ос* — слабо-дерново-буро-осолоделая.

Сосняк разнотравно-вейниковый — очень широко распространенная ассоциация на дерново-буро-осолоделых почвах. Разнотравно-вейниковые сосняки занимают верхние части склонов или относительно глубокие седловины на вершинах увалов, где создаются более благоприятные условия увлажнения. Древостой (10С+В) III бонитета, 17—18 м высоты, сомкнутость крон 0.7—0.8. Подлесок из *Rosa cinnamomea*, изреженный, проективное покрытие его всего лишь 10—15%. Травяной покров фрагментарный. Доминант *Calamagrostis arundinacea* образует обширные синузии, сор.₂, занимающие до 45% площади, покрытие внутри синузий 60%. Здесь же встречаются: *Rubus saxatilis* — сор.₁, *Brachypodium pinnatum* — сор.₁, *Peucedanum morissonii* —

sp., *Trifolium lupinaster* — sp., *Filipendula hexapetala* — sp., *Antennaria dioica* — sp., *Lathyrus pisiformis* — sol.

Сосняк разнотравно-коротконожковый — самая широко распространенная ассоциация. Она формируется в оптимальных лесорастительных условиях на дерново-буро-осолоделых и серых лесных почвах. Разнотравно-коротконожковые сосняки характерны для северных склонов, пологих шлейфов и подножий увалов. Древостой со значительной примесью березы (9С1Б), III бонитета, 18—19 м высоты, сомкнутость крон 0.7—0.8. Подлесок диффузный из *Rosa cinnamomea*, проективное покрытие 18—20%. Травяной покров густой, слагается растениями мезофильного облика, проективное покрытие 60—65%. Доминант *Brachypodium pinnatum*, с отметкой обилия cop.$_2$, составляет основную массу травостоя; к ней примешиваются с отметками «sp.» *Calamgrostis arundinacea*, *Peucedanum morissonii*, *Lathyrus pisiformis*, *Artemisia latifolia*, *Thalictrum collinum* Wallr., *Filipendula hexapetala*, *Rubus saxatilis*, *Libanotis sibirica*, *Achillea millefolium* L.

Сосняк разнотравно-перловниковый встречается очень редко в условиях обитания, сходных с предыдущими. Подобные фитоценозы были описаны нами на территории Урумкайского лесхоза на южном шлейфе увала. Древостой (9С1Б) паркового типа, II бонитета, высота 19—20 м, сомкнутость крон 0.5. Подлесок из *Rosa cinnamomea* довольно редкий, проективное покрытие 15%. Травостой диффузного сложения, флористически богатый, преобладают мезофиты. Общее проективное покрытие 70%. Доминирует *Melica nutans* L. — cop.$_2$, cop.$_1$ имеют *Peucedanum morissonii*, *Medicago falcata* L., *Trifolium lupinaster*. Рассеянно встречаются *Brachypodium pinnatum*, *Artemisia macrantha* Ledeb., *Rubus saxatilis*, *Fragaria vesca*, *Achillea millefolium*, единично — *Serratula coronata* L., *Solidago virgaurea* L., *Plantago stepposa* Kupr.

Сосняки разнотравно-овсецовые встречаются редко, в типично «степных» условиях на черноземных почвах выровненных участков межувальных понижений, граничащих со степью. О неустойчивом положении леса здесь свидетельствует неудовлетворительное самовозобновление сосны, сильная задерненность почвы и отсутствие «лесных» видов растений в нижних ярусах, однако верхний древесный полог развит нормально, высота его 22 м, породный состав 10С, бонитет II, сомкнутость крон 0.6. Подлесок практически отсутствует, лишь очень редко встречаются невысокие кустики *Rosa cinnamomea*. Травяной покров богатый по видовому составу, сложен в основном степными видами и мезоксерофитами. Проективное покрытие 70%. Доминант *Avenastrum desertorum* — cop.$_2$, образует мощную дерновину. Большое обилие (отметки cop.$_1$ и sp.) имеют *Poa stepposa* (Kryl.) Roshev., *Peucedanum morissonii*, *Artemisia sericea* Web., *Phlomis tuberosa* L., *Filipendula hexapetala*, *Carex praecox* Schreb., *Festuca sulcata*, *Fragaria viridis*. Рассеянно встречаются *Sanguisorba officinalis*, *Pulsatilla flavescens* (Zucc). Juz., *Filipendula stepposa* Juz., единично — *Adonis vernalis* L.

Сосняки разнотравно-типчаковые габитуально близки к вышеописанным овсецовым; они располагаются в аналогичных условиях обитания на самой границе со степью. Позиции сосны здесь еще более неустойчивы, возобновление полностью отсутствует. Древостой (10С), паркового типа, с мощными кронами и стволами, II бонитет, высота 20 м, сомкнутость крон 0.6. Подлесок почти не развит, кое-где встречаются кустики *Salix rosmarinifolia*. Травяной покров сложен растениями ксероморфного облика, одноярусный, беден видами, проективное покрытие 70—75%. *Festuca sulcata* образует как бы сплошную дернину, в которой изредка встречаются *Calamagrostis arundinacea* sol., *Artemisia latifolia* sol., *Trifolium lupinaster*.

Березняки

Березовые леса в районе обследования также имеют довольно широкое распространение, приурочены к умеренным условиям обитания: пологие северные склоны и шлейфы, плоские вершины невысоких увалов,

потяжины, ложбины стока, окраины болот в межувальных понижениях. Березняки представлены двумя ассоциациями — березняк разнотравно-вейниковый и Б. разнотравно-коротконожковый, распределение их по рельефу показано на схематическом профиле (рис. 2). На положительных формах рельефа, в более сухих местообитаниях обычен березняк разнотравно-вейниковый, а хорошо и умеренно увлажненные участки заняты березняками разнотравно-коротконожковыми, имеющими наиболее широкое распространение.

Березняк разнотравно-вейниковый приурочен к дерново-буро-осолоделым почвам на повышенных и сухих участках рельефа; плоские вершины и южные склоны невысоких увалов. Древостой (10Б) III бонитета, 17—18 м высоты, сомкнутость крон 0.6—0.7. Подлесок из *Rosa cinnamomea*, диффузный, довольно редкий, проективное покрытие

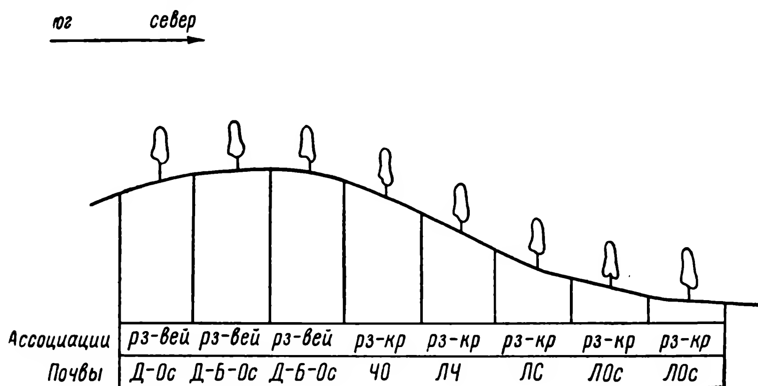


Рис. 2. Схематический профиль ассоциаций березовой формации.

Ассоциации: *рз-вей* — разнотравно-вейниковая; *рз-кр* — разнотравно-коротконожковая. Почвы: *Д-Ос* — дерново-осолоделая; *Д-Б-Ос* — дерново-буро-осолоделая; *ЧО* — чернозем обыкновенный; *ЛЧ* — лугово-черноземная; *ЛС* — луговая солонцеватая; *ЛОс* — луговая осолоделая.

15%. Травяной покров, подобен покрову вейниковых сосняков, фрагментарный, ясно выраженного синузиального сложения. Доминант *Calamagrostis arundinacea* разрастается куртинами, занимающими 50—55% общей площади, проективное покрытие внутри них составляет 70—75%. Рассеянно встречаются *Crepis tectorum* L., *Lathyrus pisiformis*, *L. pratensis* L., *Rubus saxatilis*, *Trifolium lupinaster*.

Березняк разнотравно-коротконожковый — наиболее типичная и широко распространенная ассоциация березовой формации; обычна на относительно богатых и умеренно увлажненных почвах по пологим северным склонам и шлейфам увалов, вокруг болот в межувальных западинах. Древостой (10Б) III бонитета, 17—18 м высоты, сомкнутость крон 0.7—0.8. Подлесок из *Rosa cinnamomea* рассеянный, проективное покрытие 10—15%. Травостой густой, диффузный, проективное покрытие 65—70%. Доминант *Brachypodium pinnatum*, $cop._3$. Высокое обилие, $cop._1$, имеют *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus saxatilis*, *Filipendula hexapetala*. Рассеянно встречаются *Thalictrum collinum*, *Medicago falcata*, *Galium boreale* L., *Serratula coronata*, *Crepis tectorum*, *Trifolium lupinaster*, *Sanguisorba officinalis*, *Artemisia latifolia*, *Libanotis sibirica* изредка — *Peucedanum morissonii*.

Осинники

Осиновые леса приурочены к пониженным участкам рельефа с богатыми, хорошо увлажненными почвами, обычно у подножий северных склонов и на окраинах болот в межувальных понижениях. Осинники замыкают нижнюю границу экологического профиля при переходе леса в болото. Травяной покров осинников слагается в основном мезофиль-

ными и влаголюбивыми видами, мезоксерофиты составляют лишь небольшую примесь. Осиновые леса представлены следующими ассоциациями, которые образуют экологический ряд, идущий по склону увала вниз, к болоту: осинник злаково-костяничный, О. разнотравно-вейниковый, О. разнотравно-коротконожковый, О. осоково-полевицевый, О. злаково-осоковый. На схематическом профиле (рис. 3) показано распределение ассоциаций по рельефу и приуроченность их к определенным почвам.

Осинник злаково-костяничный встречается относительно редко на темносерых лесных почвах по южным склонам невысоких увалов. Древостой (100с+Б) III бонитета, 17—18 м высоты, сомкнутость крон 0.8—0.9. Подлесок из *Rosa cinnamotea,* довольно густой, покрытие 20—25%. Травяной покров изрежен и приурочен к просветам древесного полога. Общее проективное покрытие 35%, внутри пятен 80%. Доминирует *Rubus saxatilis* — cop.2, вместе с *Calamagrostis arundinacea,*

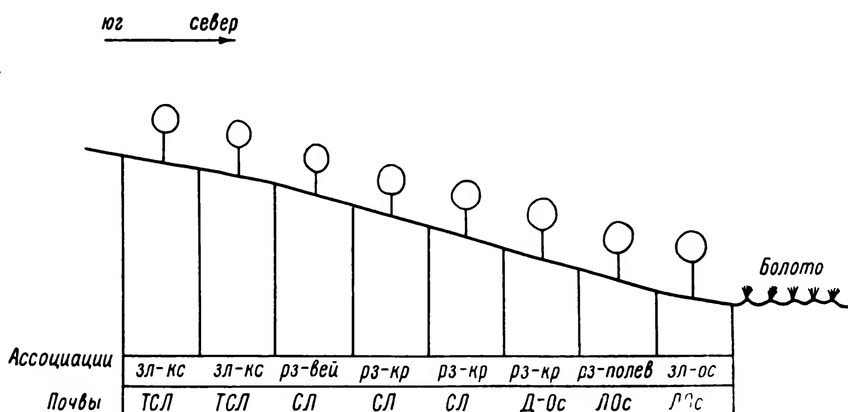


Рис. 3. Схематический профиль ассоциаций осиновой формации.

Ассоциации: *зл-кс* — злаково-костяничная; *рз-вей* — разнотравно-вейниковая; *рз-кр* — разнотравно-коротконожковая; *рз-полев* — разнотравно-полевицевая; *зл-ос* — злаково-осоковая. Почвы: *ТСЛ* — темносерая лесная; *СЛ* — серая лесная; *Д-Ос* — дерново-осолоделая; *ЛОс* — луговая осолоделая.

cop.1, она образует синузии размером в несколько квадратных метров на наиболее освещенных участках фитоценоза. Обилен (cop.1) *Phlomis tuberosa,* рассеянно встречаются *Serratula coronata, Lathyrus pisiformis, Melica nutas, Thalictrum flavum* L., *Filipendula stepposa, Heracleum sibiricum* L., изредка встречается *Adenophora liliifolia* Ledeb.

Осинник разнотравно-вейниковый — так же мало характерная ассоциация, встречается в условиях обитания, близких к предыдущим, на серых лесных почвах. Древостой (10Ос+Б) III бонитета, 15—16 м высоты, сомкнутость крон 0.8. Подлесок из редких кустиков *Rosa cinnamotea.* Травяной покров фрагментарный, приуроченный к просветам древесного полога. Общее проективное покрытие 45%, внутри синузий 60%. Доминант *Calamagrostis arundinacea,* cop.2, и другие лесные злаки — *Brachypodium pinnatum*—cop.1, *Melica nutans*—cop.1, — образуют крупные синузии, внутри который встречаются с обилием sp.: *Phlomis tuberosa, Artemisia macrantha, Serratula coronata, Peucedanum morissonii, Sanguisorba officinalis, Filipendula stepposa, Vicia megalotropis* Ledeb., *Filipendula hexapetala, Fragaria vesca.*

Осинник разнотравно-коротконожковый — наиболее широко распространенная ассоциация осиновой формации. Разнотравно-коротконожковые осинники обычно располагаются на пологих, хорошо увлажняемых склонах северной экспозиции с относительно богатыми почвами (серая лесная и дерново-осолоделая). Древостой (10 Ос), хорошо развит, бонитет II, высота 19—20 м, сомкнутость крон 0.9. Подлесок из *Rosa cinnamotea* с примесью *Salix cinerea* L., довольно густой, проектив-

ное покрытие 25%. Травяной покров, несмотря на высокую сомкнутость древесного полога, густой, богатый видами, проективное покрытие 65—70%. Доминант *Brachypodium pinnatum* — cop.₂ образует фон, рассеянно встречаются *Calamagrostis arandinacea, Serratula coronata, Galium boreale, Lathyrus pisiformis, Vicia megalotropis, Geranium pseudosibiricum* J. Mayer, *Phlomis tuberosa, Filipendula stepposa, Rubus saxatilis, Thalictrum flavum, Achillea millefolium, Heracleum sibiricum, Libanotis sibirica.*

О с и н н и к и р а з н о т р а в н о - п о л е в и ц е в ы е встречаются довольно редко, приурочены к окраинам осоковых болот в межувальных западинах, реже к подножьям северных склонов с луговыми осолоделыми почвами. Древостой (10Ос) III бонитета, 17—18 м высоты, сомкнутость крон 0.9. Подлесок редкий, слагается двумя видами ив, *Salix caprea* L. и *S. cinerea.* Травостой изреженный, проективное покрытие 25%. Доминирует *Agrostis alba,* cop.₁, рассеянно встречаются *Carex vesicaria, Galium boreale,* редко *Galatella punctata* Nees, *Vicia megalotropis, Filipendula ulmaria, Rubus saxatilis, Cnidium dubium* Thell., *Pyrola rotundifolia* L.

О с и н н и к и з л а к о в о - о с о к о в ы е завершают собой нижнюю границу экологического ряда лесов при переходе к болоту. Они формируются в переувлажненных участках межувальных котловин вокруг болот на луговых осолоделых почвах. Древостой (10Ос) II бонитета, 18—19 м высоты, сомкнутость крон 0.8—0.9. Подлесок довольно густой, сомкнутость 0.3—0.4, высота 2 м, слагается ивами, заходящими сюда с окраины болота: *Salix caprea, S. cinerea.* Травяной покров угнетен, сильно изрежен, проективное покрытие 25%. Поверхность почвы неровная, местами на поверхности стоит вода. Доминант *Carex vesicaria,* cop.₂. Большое обилие, cop.₁, имеет *Filipendula ulmaria,* остальные виды встречаются рассеянно: *Agrostis alba, Brachypodium pinnatum, Vicia megalotropis, Lathyrus pisiformis, Cnidium dubium, Phlomis tuberosa, Sanguisorba officinalis.*

Выводы

1. Леса обследованной территории представлены тремя формациями: сосновой, березовой и осиновой. Сосняки занимают самые повышенные и сухие участки рельефа с бедными почвами. Осинники требовательны к влаге и поэтому приурочены к наиболее пониженным и увлажненным участкам. Березняки занимают среднее положение.

2. Травяной покров каждой формации слагается в зависимости от экологических условий произрастания. Зависимость сказывается не только в изменении видового состава, степени флористической насыщенности, но и в количественном соотношении отдельных видов, характере их распределения, общем физиономическом облике травяного яруса.

3. В сосняках, березняках и осинниках в сходных условиях обитания одинаково образуются как разнотравно-вейниковые, так и разнотравно-коротконожковые ассоциации.

4. Все описанные ассоциации сосняков, березняков и осинников можно условно расположить в порядке увеличения степени увлажнения и плодородия почвы, а также положения в рельефе в экологический ряд, в котором травяной покров лесов меняется следующим образом: антеннариевый, разнотравно-костяничный, разнотравно-вейниковый, злаково-костяничный, разнотравно-коротконожковый, разнотравно-перловниковый, разнотравно-полевицевый, злаково-осоковый. При переходе в степь формируется покров разнотравно-овсецовый и разнотравно-типчаковый.

5. Травяной покров лесов беден видами, преобладают вейник, коротконожка, костяника. В среднем каждая ассоциация насчитывает 12—15 видов. Из них такие, как *Lathyrus pisiformis, Filipendula hexapetala, Libanotis sibirica, Sanguisorba officinalis, Peucedanum morissonii,* встречаются почти во всех ассоциациях. Наибольшим разнообразием травяного покрова и количеством ассоциаций характеризуется сосновая формация. Наибольший процент мезоксерофитов и ксерофитов приходится также на долю сосняков. В лиственных лесах травяной покров имеет более мезофильный характер.

ЛИТЕРАТУРА

Гордягин А. Я. (1897). О кокчетавских лесах. Зап. Зап.-Сиб. отд. Русск. геогр. общ., XXII. — Грибанов Л. Н. (1966). Лесорастительное районирование лесов Казахстана и типов островных нагорных сосняков Центрально-Казахского мелкосопочника. Тр. КазНИИЛХ, V, 5. — Драверт П. Л. (1940). Геологический очерк заповедника «Боровое». В кн.: Государственный заповедник и курорт «Боровое». — Лимберг Е. Л. (1948). Материалы к познанию взаимоотношения леса и степи в условиях заповедника «Боровое». Тр. гос. запов. «Боровое», 1. — Природное районирование Северного Казахстана. (1960). — Сиязов М. (1908). От Акмолинской области до Кокчетавского горно-лесного оазиса. — Сукачев В. Н. (1948). Очерки лесной растительности заповедника «Боровое», 1.

Томский университет
им. В. В. Куйбышева.

(Получено 3 II 1969).

УДК 537.533.35 : 581.821

Е. А. Мирославов

О ПРИРОДЕ ТАК НАЗЫВАЕМЫХ ЭКТОДЕСМ

С 1 рисунком и 4 таблицами рисунков

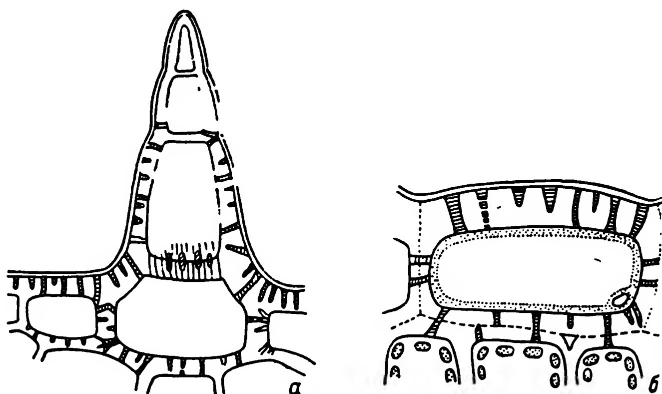
E. A. MIROSLAVOV. ON THE NATURE OF SO CALLED ECTODESMATA

При фиксации материала специальными методами в наружных стенках эпидермальных клеток под световым микроскопом выявляются темные полосы. По мнению ряда исследователей, эти структуры представляют собой протоплазматические тяжи, аналогичные плазмодесмам — эктодесмы. Электронномикроскопическими методами исследования обнаружить эктодесмы не удалось. Обсуждается природа этих структур.

В 1939 г. Шумахер и Халбзгут (Schumacher, Halbsguth, 1939) с помощью специального метода фиксации материала обнаружили в наружных стенках клеток эпидермиса тяжи темной окраски, которые, по их мнению, представляют собой протоплазматические образования, аналогичные плазмодесмам. Впоследствии эти образования Шумахер (Schumacher, 1957) назвал эктодесмами, подчеркивая таким названием их родство с плазмодесмами и своеобразие расположения. Однако, как показали дальнейшие исследования, плазмодесмы и эктодесмы различаются не только по топографии. Так, в отличие от плазмодесм, которые под световым микроскопом выявляются самыми различными способами (Mühldorf, 1937) и в некоторых случаях могут быть обнаружены даже in vivo (эндосперм *Strychnos*), эктодесмы удается выявить лишь немногими методами. В частности, Шумахером и Халбзгутом применялся пиоктаниновый метод, в основе которого лежит фиксация материала раствором Гильсона с последующей окраской пиоктанином. Проявляются эктодесмы и при обработке материала йодо-серебряным и хлоро-серебряным методами (Плотникова, 1965). Полагают также (Sievers, 1959), что поперечная исчерченность наружных стенок эпидермальных клеток, выявляющаяся в поляризованном свете, служит подтверждением существования эктодесм.

Своеобразно и распределение эктодесм. Нередко среди эпидермальных клеток, имеющих большое число таких структур, выявляются клетки почти или полностью лишенные эктодесм (Franke, 1960a). Неравномерно распределение эктодесм и в пределах одной клетки. При рассматривании эпидермиса с поверхности хорошо видно, что эктодесмы обычно бывают сосредоточены около антиклинальных стенок, а в осталь-

ной части клетки встречаются редко или вообще отсутствуют (Franke, 1961б). Нижний эпидермис листа имеет больше эктодесм по сравнению с верхним. Особенно густо располагаются эктодесмы в эпидермальных клетках, находящихся по сторонам главной жилки, а также в замыкающих клетках устьиц и у простых волосков (Franke, 1960а). В устьицах они приурочены к оболочкам замыкающих клеток, ограничивающих устьичную щель, и к стенкам, разделяющим замыкающую и соседнюю клетки. У простых волосков эктодесмы в основном располагаются в их базальной части. В акропетальном направлении число эктодесм, как правило, уменьшается и нередко в апикальной части волоска они отсутствуют (см. рисунок, *а*). Эпидермальные клетки, прилегающие к простым волоскам, также имеют большое число эктодесм. В головчатых волосках эктодесмы встречаются редко, но эпидермальные клетки, прилегающие к ножке головчатого волоска, содержат их довольно много (Franke, 1960а).



Эктодесмы подорожника.

а — волосок; *б* — обычная эпидермальная клетка (по Franke, 1961, в).

Число эктодесм в клетке может быть весьма значительным. Так, в эпидермальных клетках листьев примулы насчитывается около 30 эктодесм на 100 мм^2, т. е. примерно 900 эктодесм на клетку (Schnepf, 1959).

Форма эктодесм разнообразна. При обработке материала пиоктаниновым методом эктодесмы, как правило, имеют вид темных полос, пересекающих наружную оболочку эпидермальной клетки в направлении, перпендикулярном поверхности листа (см. рисунок, *б*). Эти полосы нередко идут от цитоплазмы до кутикулы и имеют различную ширину, в кутикулу они не проникают. Иногда эктодесмы пронизывают не всю толщу клеточной оболочки, в этом случае они одним концом примыкают к кутикуле и внедряются в клеточную оболочку на различную глубину, не доходя до цитоплазмы (см. рисунок, *б*). Такие эктодесмы обычно имеют форму конуса, вершина которого обращена в сторону полости клетки. Иногда эктодесмы принимают грибовидную форму (Franke, 1962). «Шляпка гриба» располагается в области клеточной оболочки, прилегающей к цитоплазме, а «ножка», пронизывая бóльшую часть толщины оболочки, примыкает к кутикуле.

В отличие от плазмодесм, эктодесмы не имеют специальных каналов в клеточной оболочке. По мнению Шумахера (1957), это объясняется тем, что эктодесмы представляют собой не единый цитоплазматический тяж, а состоят из множества тончайших нитей, проходящих в межфибриллярных пространствах. В доказательство этого предположения приводятся электронные фотографии эктодесм, выявленных пиоктаниновым методом (Schumacher, 1957; Schnepf, 1959). На этих фотографиях действительно видны отдельные тонкие нити. Однако таких нитей очень мало. Основную площадь среза эктодесмы занимают округлые включе-

ния, имеющие значительно больший диаметр, чем нити, что затрудняет их истолкование с точки зрения гипотезы фибриллярного строения эктодесм. Кроме того, на электронных фотографиях эктодесм, выявленных с помощью йодо-серебряного метода, никаких нитей не обнаруживается, а видны лишь сплошные черные тяжи с вкрапленными светлыми участками. Над кутикулой располагаются образования, имеющие точно такой же вид, как и сами эктодесмы (Schnepf, 1959). Вероятно, это краситель, оставшийся на поверхности листа после обработки материала.

Таким образом, электронномикроскопическое изучение эктодесм, выявленных пиоктаниновым и йодо-серебряным методами, не дало достаточно убедительных доказательств в пользу гипотезы фибриллярного строения эктодесм. Одной из наиболее характерных отличительных особенностей эктодесм, выявленных с помощью пиоктанинового метода, является их чрезвычайно высокая чувствительность к различным условиям внешней среды. Так, в сухое жаркое время года они выявляются в небольшом числе или полностью отсутствуют. С наступлением дождливой погоды число эктодесм резко возрастает (Schumacher, 1957). Наблюдаются и суточные колебания. Ночью эктодесм бывает значительно больше, чем днем (Lambertz, 1954). По мнению Шумахера (1957), решающими факторами, определяющими суточные колебания количества эктодесм, являются свет и температура. К этому выводу он пришел на том основании, что число эктодесм изменяется при изменении освещенности и температуры. С увеличением интенсивности света число эктодесм уменьшается, а при затенении растения увеличивается. При низкой температуре (5—6°) эктодесмы многочисленны, тогда как с повышением температуры до 30° их становится значительно меньше (Schumacher, 1957). Замораживание или очень высокая температура могут вызвать необратимое исчезновение эктодесм. Уменьшается число эктодесм и во время завядания или подсушивания растения, а перенесение во влажную среду оказывает обратное воздействие (Schumacher, 1957). В отмерших листьях эктодесмы обнаружить не удается (Lambertz, 1954). Различные яды и наркотики также вызывают исчезновение эктодесм. При слабых отравлениях они со временем появляются вновь, а при сильных исчезают необратимо. Поражение растения некоторыми грибами-паразитами вызывает аналогичное воздействие. Так, при заражении чешуй лука серой гнилью в зоне развития гриба эктодесмы отсутствуют. Не выявляются они и во внешне здоровых клетках, прилегающих к этой зоне. Лишь на более значительном удалении от очага поражения их количество не изменяется (Сухоруков и Плотникова, 1963). По мнению К. Т. Сухорукова и Ю. М. Плотниковой, состояние эктодесм при грибных инфекциях в известной мере отражает степень интоксикации ткани. Изменение численности эктодесм обусловливается не только воздействием внешних факторов, но может происходить и эндогенно (Sievers, 1959).

Каким образом появляются и исчезают эктодесмы — неясно. Первоначально полагали, что они втягиваются и вытягиваются подобно псевдоподиям некоторых простейших. Однако это не согласовывалось с картинами появления и исчезновения эктодесм, выявляющимися на препаратах. Дело в том, что во время «втягивания» эктодесмы сначала исчезают из области оболочки, прилегающей к полости клетки. Они как бы отрываются от цитоплазмы. Постепенно укорачиваясь, они все дальше отходят от полости клетки и, наконец, исчезают под кутикулой. И, напротив, возникают эктодесмы в начале под кутикулой, затем вытягиваются в направлении к полости клетки и соединяются с цитоплазмой. При обработке материала йодо-серебряным методом эктодесмы не обнаруживают такой лабильности. Все это дало основание Шумахеру (1957) считать, что эктодесмы находятся в клеточной оболочке постоянно, но лишь изменяют каким-то образом свои окислительно-восстановительные свойства, что и отражает пиоктаниновый метод. Однако это положение не подтверждается какими-либо доказательствами.

Таким образом, эктодесмы отличаются от плазмодесм по целому ряду весьма существенных признаков, и многие особенности их организации остаются неясными. Непонятно, например, почему эктодесмы не выявляются многими методами, с помощью которых удается обнаружить плазмодесмы, неясно, каким образом они могут изменять свою форму, почему не имеют специальных каналов в клеточной оболочке и т. д. Все это наводит на мысль, не являются ли эктодесмы артефактом, возникающим в процессе обработки материала. Для решения этого вопроса нами на массовом материале проводилось электронномикроскопическое изучение наружных оболочек эпидермальных клеток. Ставя такое исследование, мы исходили из следующих предпосылок. Если эктодесмы являются протоплазматическими структурами, они должны представлять собой выросты наружных слоев цитоплазмы, внедряющиеся в клеточную оболочку. Таким образом, даже в самом простом случае эктодесмы будут состоять из трубочек, ограниченных одинарной мембраной (плазмалеммой). Эти мембраны, как и все другие мембраны клетки, должны выявляться под электронным микроскопом при фиксации материала глутаровым альдегидом или четырехокисью осмия.

Для исследования были взяты листья *Allium cepa* L., *Anthriscus silvestris* (L.) Hoffm., *Cucumis sativus* L., *Digitalis ambigua* Murr., *Kalanchoe daigremontiana, Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel., *Phaseolus vulgaris* L., *Plantago major* L., *Populus suaveolens* Fisch., *Solanum tuberosum* L., *Triticum durum* L., *Verbascum thapsus* L. Материал фиксировался глутаровым альдегидом и заливался в эпон. Проводилась также фиксация четырехокисью осмия с заливкой в метакрилаты. Исследовались не только обычные эпидермальные клетки, но и замыкающие клетки устьиц, и кроющие волоски, где эктодесмы встречаются особенно часто и бывают наиболее стабильными.

У *Leymus racemosus* и *Triticum durum* в наружных стенках эпидермальных клеток были обнаружены протоплазматические тяжи, однако они не имеют ничего общего со структурами, описанными Шумахером. Эти тяжи располагаются в специальных каналах клеточной оболочки, которые хорошо видны даже под световым микроскопом (Мирославов, 1970), их диаметр приблизительно равен диаметру целой группы эктодесм, до кутикулы они не доходят. Под электронным микроскопом хорошо выявляется субмикроскопическая организация тяжей. Канал клеточной оболочки, занимаемый тяжом, выстлан плазмалеммой. В гиалоплазме тяжа находятся рибосомы и элементы эндоплазматического ретикулума (табл. IV, *д*; см. вклейки в конце номера). Такие тяжи можно видеть и на живом материале. Вероятно, они имеются и у других видов растений, в наружных стенках эпидермальных клеток которых под световым микроскопом выявляются поры, но число таких растений ограниченно (Napp-Zinn, 1961). Других протоплазматических структур в наружных стенках эпидермиса *L. racemosus* (табл. II, *а*) и *T. durum* обнаружить не удалось.

У всех остальных исследованных растений не было выявлено никаких протоплазматических образований в наружных стенках обычных эпидермальных клеток (табл. II, *б,* IV, *а*), а также в оболочках замыкающих клеток устьиц (табл. I, *а, б,* III, *а, б*) и кроющих трихом (табл. III, *в*). В то же время во внутренних стенках клеток эпидермиса очень часто встречались плазмодесмы с четкими мембранами (табл. IV, *б*).

Не удалось обнаружить эктодесмы обычными методами электронной микроскопии и другим исследователям (Bolliger, 1959). Тем не менее в некоторых электронномикроскопических работах, не посвященных специально изучению эктодесм, иногда при описании рисунков можно встретить обозначение: «эктодесма». Так, например, на электронной фотографии устьица в работе Палласа (Pallas, 1966) темные полосы, которые изредка проявляются в оболочках устьичных клеток, обозначены как эктодесмы. Однако анализ таких образований (табл. IV, *в, г*) показал, что они представляют собой складки или уплотнения клеточной оболочки, возникающие в процессе приготовления препарата (Cox, 1969).

Таким образом, обнаружить эктодесмы методами электронной микроскопии не удается. Этот факт, по-видимому, свидетельствует о том, что эктодесм как протоплазматических образований не существует. Такую точку зрения высказывает и Франке, который долгое время занимался исследованием эктодесм и в первых своих работах рассматривал их как протоплазматические тяжи. В последнее же время этот автор пришел к заключению, что эктодесмы представляют собой пространства между микрофибриллами, по которым путем свободной диффузии идет передвижение различных веществ, секретируемых и поглощаемых эпидермальными клетками (Franke, 1967). Убедительные данные, свидетельствующие об отсутствии эктодесм как протоплазматических структур, были получены Шенхерром и Буковаком (Schönherr, Bukovac, 1970). Нарушая структуру кутикулы путем проведения по поверхности листа щеточкой из щетины, они вызывали резкое увеличение количества эктодесм и изменение их расположения. Нередко выявлялись сплошные линии, состоящие из эктодесм. Эти линии были ориентированы в направлении движения щеточки. Увеличение количества эктодесм наблюдалось и при растворении воскового покрова. Как известно, удаление воскового покрова, так же как и повреждение кутикулы, вызывает повышение ее проницаемости. Следовательно, нарушение структуры кутикулы, вызывающее повышение ее проницаемости, приводит к увеличению количества эктодесм и изменению их расположения. Таким образом, проявление эктодесм находится в прямой связи с проницаемостью кутикулы. Шенхерру и Буковаку удалось также показать, что в изолированной энзиматическим путем кутикуле выявляются структуры, которые по своему виду и расположению идентичны структурам, называемым эктодесами. На основании этих данных указанными авторами делается заключение, что эктодесмы вообще не представляют собой структур клеточной оболочки какой бы то ни было природы, а являются отражением наиболее проницаемых участков кутикулы, которые локализованы определенным образом. Реактивы, используемые для выявления эктодесм, проникают через такие участки кутикулы в толщу клеточной оболочки и окрашивают ее.

Как известно, высокопроницаемые участки в кутикуле действительно существуют. Ямада и Расмуссен (Yamada, Rasmussen, 1966) на изолированной кутикуле с помощью метода меченых атомов показали, что проницаемость кутикулы в различных местах неодинакова. Наибольшей проницаемостью обладают участки, расположенные над антиклинальными стенками, т. е. именно в тех местах, где главным образом выявляются эктодесмы.

По данным Норриса и Буковака (Norris, Bukovac, 1968), воск, расположенный в толще кутикулы, имеет неодинаковую структуру и проницаемость. В кутикуле, расположенной над антиклинальными оболочками, воск обладает повышенной проницаемостью.

Наличием высоко проницаемых мест в кутикуле можно объяснить многие физиологические особенности листа, которые сторонниками Шумахера истолковываются как проявление деятельности эктодесм. В частности, повышенная кутикулярная транспирация и выделение капель жидкости, наблюдающиеся над антиклинальными стенками (Franke, 1960а, б, 1961б, в), вероятно, в значительной мере обусловливаются высокой проницаемостью кутикулярного покрова в этих местах. Вполне естественно, что и поглощение различных веществ поверхностью листа (Franke, 1964) будет интенсивнее проходить над антиклинальными стенками, независимо от того, имеются или не имеются здесь так называемые эктодесмы.

С позиций Шенхерра и Буковака объяснимы и суточные колебания числа эктодесм. Известно, что физические свойства кутикулы изменяются в течение суток. Ночью поверхность листа смачивается сильнее, чем днем (Fogg, 1944). Следовательно, и проницаемость кутикулы в ночное время будет выше, что и приводит к увеличению количества экто-

десм. Становится понятной и та, как казалось, удивительная последовательность, с которой «появляются» и «исчезают» эктодесмы. Когда проницаемость кутикулы невысокая, реактивы просачиваются через нее в незначительном количестве, накапливаясь лишь в области клеточной оболочки, прилегающей к кутикуле. С повышением проницаемости кутикулы оболочка постепенно прокрашивается на всю глубину. Когда же проницаемость кутикулы начинает снижаться, этот процесс протекает в обратном порядке.

Таким образом, эктодесмы, по-видимому, представляют собой не протоплазматические тяжи, как полагали Шумахер и другие исследователи, а являются лишь проявлением наиболее высокопроницаемых участков в кутикуле, расположенных в определенном порядке.

Следовательно, по наличию эктодесм в какой-то мере можно судить о проницаемости кутикулы. Так, большое количество эктодесм, очевидно, свидетельствует о повышенной проницаемости кутикулы, а при снижении численности эктодесм или их полном отсутствии проницаемость кутикулярного покрова должна снижаться. Следовательно, условия, вызывающие увеличение числа эктодесм (затенение, пониженная температура, высокая влажность воздуха и т. д.), видимо, будут способствовать повышению проницаемости кутикулы. И, наоборот, факторы, снижающие численность эктодесм (сильный свет, высокая температура, сухой воздух и т. д.), очевидно, должны содействовать снижению проницаемости кутикулы. Особый интерес, по нашему мнению, представляют сведения о том, что растение само каким-то образом способно оказывать влияние на численность эктодесм (Sievers, 1959). Это наводит на мысль о существовании определенных механизмов, с помощью которых живая клетка может регулировать проницаемость кутикулярного покрова.

ЛИТЕРАТУРА

Мирославов Е. А. (1970). Изучение субмикроскопической морфологии эпидермиса злаков в связи с выделением водорастворимых веществ листом. Бот. журн., 55, 3. — Плотникова Ю. М. (1965). Методы исследования эктодесм. Бюлл. Главн. бот. сада, 58. — Сухоруков К. Т. и Ю. М. Плотникова. (1963). Эктодесмы при поражении растений фитопатогенными грибами. ДАН СССР, 152, 3. — Bolliger R. (1959). Entwicklung und Struktur der Epidermisaussenwand bei einigen Angiospermenblättern. J. Ultrast. Res., 3, 1. — Cox G. C. (1969). Ultra-thin sectioning artifacts resembling plasmodesmata. J. Microscopy, 89, 2. — Fogg G. E. (1944). Diurnal fluctuation in a physical property of leaf cuticle. Nature, 154, 3912. — Franke W. (1960a). Über Beziehungen der Ektodesmen zur Stoffaufnahme durch Blätter. I Mitteilung. Beobachtungen an *Plantago major* L. Planta, 55, 4. — Franke W. (1960б). Über die Beziehungen der Ektodesmen zur Stoffaufnahme durch Blätter. II Mitteilung. Beobachtungen an *Helxine soleirolli.* Planta, 55, 5. — Franke W. (1961a). Tröpfchenausscheidung und Ektodesmenverteilung in Zwiebelschuppenepidermen ein Beitrag zur Frage der Ektodesmenfunktion. Planta, 57, 3. — Franke W. (1961б). Untersuchungen zur Frage nach der Funktion der Ektodesmen. Naturwiss., 48, 7. — Franke W. (1961в). Ectodesmata and foliar absorption. Amer. J. Bot., 48, 8. — Franke W. (1962). Ektodesmenstudien. I Mitteilung. Über pilzförmig erscheinende Ektodesmen. Kritische Abhandlung über das Wesen der Ektodesmen. Planta, 59, 2. — Franke W. (1964). Über die Beziehungen der Ektodesmen zur Stoffaufnahme durch Blätter. III Mitteilung. Nachweis der Beteiligung der Ektodesmen an der Stoffaufnahme durch Blätter mittels radio-aktiver Stoffe. Planta, 61, 1. — Franke W. (1967). Mechanisms of foliar penetration of solutions. Ann. Rev. plant physiol., 18. — Lambertz P. (1954). Untersuchungen über das Vorkommen von Plasmodesmen in den Epidermisaupwänden. Planta, 44, 2. — Mühldorf A. (1937). Das plasmatische Wesen der pflanzlichen Zellbrücken. Beih. Bot. Centralbl., 56, A. — Napp-Zinn K. (1961). Über Ektodesmen und verwandte Erscheinungen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 74, 11. — Norris R. F., M. J. Bukovac. (1968). Structure of the pear leaf cuticle with special reference to cuticular penetration. Amer. J. Bot., 55, 8. — Pallas J. E. (1966). Mechanisms of guard cell action. Quarter. Rev. Biol., 41, 4. — Schnepf E. (1959). Untersuchungen über Darstellung und Bau der Ektodesmen und ihre Beeinflussbarkeit durch stoffliche Faktoren. Planta, 52, 6. — Schönherr J., M. J. Bukovac. (1970). Preferential polar pathways in the cuticle and their relationship to ectodesmata. Planta, 92, 3. — Schumacher W. (1957). Über Ektodesmen und Plasmodesmen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 70, 8. — Schumacher W., W. Halbsguth. (1939). Über den Anschluss ciniger höherer Parasiten an die Siebröhren der Wirtspflanzen. Ein Beitrag zum Plasmodesmenproblem. Jahrb. Wiss. Bot., 87. — Sie-

vers A. (1959). Untersuchungen über die Darstellbarkeit der Ektodesmen und ihre Beeinflussung durch physikalische Faktoren. Flora, 147, 2. — Yamada Y., H. P. Rasmussen. (1966). Binding sites for inorganic ions and urea on isolated cuticular membrane surfaces. Amer. J. Bot., 53, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 17 III 1971).

УДК 576.1+581.19 : 582.272.462+582.272.74

Н. Н. Алфимов и Ю. Е. Петров

О БИОЛОГИЧЕСКИХ И БИОХИМИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЯХ НЕКОТОРЫХ ЛАМИНАРИЕВЫХ И ФУКУСОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (*PHAEOPHYTA*) ОСТРОВА БЕРИНГА (КОМАНДОРСКИЕ ОСТРОВА)

N. N. ALFIMOV AND YU. E. PETROV. ON THE BIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL PECULIARITIES OF *LAMINARIA* AND FUCUS SEA-WEEDS (*PHAEOPHYTA*) OF THE BERING ISLAND (COMMODORE ISLANDS)

У 6 видов ламинариевых и фукусовых водорослей литорали о. Беринга определялось содержание белков, жиров, пищевых углеводов (от моносахаров до крахмалоподобных), витаминов B_1, B_2, PP и золы. В золе исследовалось содержание кальция, калия, фосфора, железа. По содержанию белков, жиров и пищевых углеводов рассчитывалась калорийность. Предпринята попытка объяснить различия в химическом составе разных видов, исходя из их расположения на литорали и принадлежности к разным таксономическим группам.

Ламинариевые и фукусовые принадлежат к числу самых крупных и массовых водорослей, играющих ведущую роль в растительности прибрежной зоны умеренных и холодных морей. В высоких широтах они по производству органической массы на единицу площади далеко превосходят наземные растения. Даже в заливах Чукотского полуострова (залив Креста, бухта Провидения) слоевища *Laminaria bongardiana* Post. et Rupr. достигают 2—3.5 м в длину. На Командорских островах они вырастают до 6 м. Многолетним у ламинариевых является только ствол, а пластина ежегодно разрушается и отрастает вновь. Биомасса ламинариевых на квадратный метр обычно измеряется десятками килограммов. Фукусовые уступают ламинариевым по размерам слоевищ и биомассе, но превосходят другие водоросли. Слоевища ламинариевых и фукусовых водорослей содержат 68—83.2% воды (Chapman. 1950) — не больше, чем наземные растения. Морские водоросли могут использоваться в пищу человеком и домашними животными, в первую очередь как прекрасный источник витаминов и микроэлементов.

Материалом для настоящей работы послужили образцы *Laminaria bongardiana* f. *subsimplex* (Setch. et Gardn.) Ju. Petr., f. *bifurcata* Post. et Rupr., f. *taeniata* (Post. et Rupr.) Kjellm., *L. longipes* Bory, *L. dentigera* Kjellm., *Alaria marginata* Post. et Rupr., *Thalassiophyllum clathrus* Post. et Rupr. (*Laminariales*), *Fucus evanescens* C. Ag. (*Fucales*), собранные в середине июля 1968 г. на литорали о. Беринга у Входного мыса. В этот период у *F. evanescens* в рецептакулах были зрелые гаметангии. Зрелые спорангии имелись у *A. marginata* и *L. bongardiana*. У *L. longipes* они встречались на единичных экземплярах на остатках прошлогодних пластин. Слоевища *T. clathrus* были стерильными. Сбор и сушка водорослей производились в сухой солнечный день.

В собранных водорослях определялось содержание белков, пищевых углеводов (от моносахаров до крахмалоподобных), жиров, витаминов B_1,

B_2, PP и золы. В золе исследовалось содержание кальция, калия, фосфора и железа. По содержанию белков, жиров и пищевых углеводов рассчитывалась калорийность.

Углеводы определялись по Шурля-Регенбогену (Игнатьев, 1938: 435—437), белки — по Кьельдалю (Александров, 1955 : 256—257), жиры — по Сокслету (Александров, 1955 : 257—258).

Тиамин (витамин B_1) экстрагировали 2%-й трихлоруксусной кислотой. Извлеченный тиамин с помощью красной кровяной соли переводили в тиохром, который затем извлекали изоамиловым спиртом. Интенсивность флуоресценции экстракта тиохрома в ультрафиолетовых лучах сравнивали со стандартным раствором витамина B_1 и таким образом определяли количество тиамина (Калмыков и др., 1952 : 321—326).

Определение содержания никотиновой кислоты (витамина PP) производилось цианобромидным методом (Калмыков и др., 1952 : 329—330). Для определения количества свободного рибофлавина (витамина B_2) навеска исследуемого вещества обрабатывалась в кислой среде этиловым спиртом и выдерживалась в термостате при температуре 37° в течение 24 часов. Этим достигалось извлечение витамина. Затем витамин путем облучения инфракрасными лучами превращали в люминофлавин, который извлекали хлороформом. Сравнивая интенсивность флуоресценции хлороформенного экстракта в ультрафиолетовых лучах с интенсивностью флуоресценции стандартных растворов витамина B_2, определяли количество рибофлавина (Дробинцева и Горячева, 1952 : 6).

Содержание железа в золе определялось колориметрическим методом при помощи роданистого аммония (Игнатьев, 1938 : 166—167). Определение кальция, фосфора и калия производилось по методам, принятым при биохимическом исследовании растений (Ермаков и др., 1952 : 508—509).

В табл. 1 приводятся результаты изучения химического состава всех вышеперечисленных водорослей. Различия в химическом составе могут быть обусловлены разной систематической принадлежностью указанных видов, а также различиями в их экологии. Представители всех трех изученных родов ламинариевых водорослей относятся к трем разным семействам: *Laminariaceae, Alariaceae, Thalassiophyllaceae.* Среди трех видов рода *Laminaria* наиболее резко по морфологическим признакам выделяется *L. longipes,* у которой в основании имеется стелющийся ризом, несущий несколько стволов с пластинами. На основании этого признака *L. longipes* вполне может быть отнесена к особому подроду.

ТАБЛИЦА 1

Содержание белков, жиров, углеводов и золы (в г), зольных элементов и витаминов (в мг) в 100 г абсолютно сухого вещества у некоторых ламинариевых и фукусовых водорослей о. Беринга

Вид [1]	Белки	Жиры	Углеводы [2]	Калорийность	Зола	Кальций	Калий	Фосфор	Железо	Витамины		
										B_1	B_2	PP
Laminaria dentigera	10.98	1.24	9.41	95.10	24.29	976.75	6440.87	406.6	4.00	0.03	0.0002	25.0
Thalassiophyllum clathrus . .	15.22	1.43	7.66	107.25	26.66	3756.59	7337.61	333.3	0.66	0.015	0.003	50.0
L. longipes	15.40	1.28	5.63	98.32	23.00	2266.04	5138.51	343.3	4.06	0.25	0.004	50.0
L. bongardiana f. taeniata	21.80	1.19	11.21	146.70	35.97	1231.89	1088.69	333.3	2.06	0.015	0.003	10.5
L. bongardiana f. bifurcata	21.00	1.68	6.55	128.50	29.17	2147.71	1062.54	343.3	9.00	0.25	0.003	50.0
Alaria marginata	14.20	1.33	11.20	116.60	32.97	1457.51	9989.33	446.6	6.00	0.25	0.002	75.0
L. bongardiana f. subsimplex	14.13	1.23	11.66	117.20	34.17	1552.71	8861.75	333.3	2.00	0.03	0.002	5.0
Fucus evanescens	9.62	1.36	2.03	60.20	24.08	891.07	5324.25	303.3	8.00	0.01	0.0002	1.05

[1] Виды расположены сверху вниз в порядке убывания прибойности в местах их произрастания.

[2] Пищевые углеводы (от моносахаров до крахмалоподобных).

В месте сбора образцов нижний и средний горизонты литорали, занятые водорослями, представлены скалистой платформой шириной 100—300 м с почти горизонтальной поверхностью, слегка приподымающейся местами по мористому краю на 0.5—1 м. В море платформа погружается под углом 20—45%, реже отвесно. Там, где платформа сменяется галечными и песчаными пляжами, а также в каналах, прорезающих ее с моря, лежат россыпи валунов. Источники опреснения отсутствуют.

Водоросли, использованные для химического анализа, располагаются на литорали о. Беринга следующим образом: *L. dentigera* растет у 0 глубин в самом прибойном месте — на наружном наклонном крае платформы, обращенном к морю. *L. longipes* произрастает там же и несколько выше по склону. Небольшими дерновинками *L. longipes* встречается в расщелинах и лужах, расположенных ближе к мористому краю. Мы собирали *L. longipes* на наружном откосе платформы. *T. clathrus* растет тоже в прибойных местах вместе с *L. dentigera* и *L. longipes*. *L. bongardiana* f. *bifurcata* можно встретить по верху платформы среди выступов скал и валунов, т. е. в менее прибойных местах, чем предыдущие виды, и выше всех других ламинариевых. *L. bongardiana* f. *taeniata* предпочитает места с выровненной поверхностью и с сильным течением или с длинными прибойными потоками. *L. bongardiana* f. *subsimplex* встречается в местах, закрытых от сильных ударов волн, среди валунов и в больших литоральных лужах. *A. marginata* на литорали растет в нижней части нижнего горизонта вместе с *L. bongardiana* f. *subsimplex* и f. *taeniata*. *Fucus evanescens* растет всюду в нижнем и среднем горизонтах литорали, поднимаясь выше других упомянутых водорослей и дальше удаляясь от мористого края. Одновременно он отсутствует в наиболее прибойных местах.

В зависимости от уменьшения прибойности в местах произрастания рассматриваемые виды можно разместить примерно в том порядке, как они приведены в табл. 1. *Alaria marginata* можно было бы с равным успехом поместить рядом с *Laminaria bongardiana* f. *taeniata*. Дело в том, что размещение водорослей определяется не только степенью прибойности, но и характером разрушения волн. *L. bongardiana* f. *taeniata* и *A. marginata* обладают длинными узкими слоевищами, и им больше подходят места, где при разрушении волн возникают длинные прибойные потоки. *L. bongardiana* f. *bifurcata* имеет жесткий прямостоячий ствол и короткую широкую пластину, и она хорошо растет в местах с неровной поверхностью, где разрушение волн идет с забуруниванием и образованием коротких сталкивающихся потоков.

Форма слоевищ водорослей не целиком определяется экологическими условиями, а наследуется по типу длительной модификации. Подобно этому и химический состав слоевищ должен определяться сочетанием наследственных и экологических факторов.

Прежде всего среди проанализированных водорослей по химическому составу выделяется *F. evanescens*, единственный представитель порядка *Fucales*. Для него характерно низкое содержание белка, пищевых углеводов, фосфора, витаминов B_1 и PP, низкая калорийность и высокое содержание железа. Среди ламинариевых выделяются: *T. clathrus* низким, а *L. bongardiana* f. *bifurcata* высоким содержанием железа, *A. marginata* — повышенным содержанием витамина PP и фосфора, *L. dentigera* самым низким процентом белка, *L. longipes* высоким содержанием витамина B_2. Слоевищам *L. bongardiana* f. *taeniata* свойственна высокая калорийность. Большое количество белка содержат *L. bongardiana* f. *taeniata* и f. *bifurcata*. Однако наибольшую пищевую ценность представляют *L. bongardiana* f. *taeniata* и f. *subsimplex* как имеющие наименее жесткие слоевища.

О влиянии условий местообитания на химический состав можно с уверенностью говорить только относительно изменения содержания белка у *L. bongardiana*. Наблюдающаяся при этом картина соответствует дан-

ным Г. К. Барашкова с соавторами (1966) об увеличении содержания белка у водорослей в пределах вида по мере перехода от защищенных к открытым местообитаниям.

Полученные нами данные трудно сравнивать с результатами других авторов, поскольку они работали, как правило, с растениями иных видов, собранными в пунктах, далеко отстоящих от Командорских островов. Кроме этого, при изучении химического состава ламинариевых и фукусовых водорослей основной упор часто делают на определение альгиновой кислоты, ламинарина и маннита — веществ, представляющих интерес для промышленности. Мы можем отметить сходство в содержании белка у *Alaria marginata* (14.2%) с о. Беринга и *A. crassifolia* Kjellm. из Японии (14.5—16.8%; Togasawa, 1954). Совпадает количество белка у *Fucus evanescens* (9.62%) с о. Беринга и *F. distichus* L. с баренцовоморского побережья Кольского полуострова (7.4—10%; Барашков и др., 1966), если брать их в фазе зрелых гаметангиев. Эти два вида фукуса являются викарирующими и настолько близкими, что составляют один надвид. Содержание белка и золы у ламинариевых о. Беринга колеблется в тех же пределах, что и в других местах северного полушария (Hoagland, 1915; Барашков и Вахрашина, 1965).

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. М. (1955). Методы санитарно-гигиенических исследований. — Барашков Г. К. и А. В. Вахрашина. (1965). Содержание азотистых веществ в крупных водорослях Мурмана. Прикладная биохимия и микробиология, 4. — Барашков Г. К., А. В. Вахрашина и Ю. Е. Петров. (1966). Сезонные изменения химического состава у фукусовых водорослей Баренцова моря Кольского полуострова. Растит. ресурсы, 2. — Дробинцева А. В. и О. А. Горячева. (1952). Методическое пособие к практическим занятиям по биологической химии. — Ермаков А. Н., В. В. Арасимович, М. М. Смирнова-Иконникова и И. К. Мурри. (1952). Методы биохимического исследования растений. — Игнатьев Н. К. (1938). Методы санитарно-гигиенических исследований. — Калмыков П. Е., И. Г. Селескериди и К. Т. Осипенко. (1952). Методы гигиенических исследований. — Chapman V. J. (1950). Seaweeds and their uses. — Hoagland D. R. (1915). Organic constituents of pacific coast kelp. Journ. Agricult. Research, 4. — Togasawa M. (1954). Biochemical studies on the marine algae. II. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 20, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 19 III 1971).

УДК 632.51(476)

Е. В. Шлякова

СЕГЕТАЛЬНАЯ СОРНАЯ ФЛОРА БЕЛОРУССИИ

E. V. SHLYAKOVA. SEGETAL WEED FLORA OF BELORUSSIA

В статье отражена частота встречаемости сегетальных сорных растений на полях всех возделываемых в БССР культур. Дается сравнение распространения отдельных видов с данными Ф. И. Малькова, опубликованными в 1928 г.

А. И. Мальцев (1962) разделяет сорные растения на три группы: 1) сорно-полевые или сегетальные растения; 2) растения, произрастающие на необрабатываемых территориях с нарушенным естественным покровом, или сорные растения естественных угодий; 3) мусорные или рудеральные растения.

Сегетальные сорные растения представляют собою своеобразную и сложную по составу группу сорных растений. Среди них выделяются виды, которые на обследованной нами территории вне посевов не встре-

чаются (*Centaurea cyanus, Echinochloa crus-galli*) и виды, которые могут быть как сорными сегетальными, так и рудеральными (*Chenopodium album*). К группе сегетальных сорных растений также относятся виды местной флоры, долго удерживающиеся в посевах.

В 1969 г. нами были обследованы посевы в Витебской, Гродненской, Гомельской, Брестской и Минской областях Белорусской ССР. Всего обследовано 260 посевов. При этом выявлено 170 видов сорных растений, из них 156 видов собраны в посевах всех возделываемых в республике культур (23 культуры).

Сегетальная сорная флора Белоруссии сформировалась в далекие времена. Здесь, в соответствии с их биологическими особенностями, обособились сорные растения озимых, яровых и пропашных культур.

Анализируя материал по обилию отдельных видов в посевах, отмечаем, что из всех полевых сорных видов 54 вида достигали на отдельных полях обилия 4 балла, 57 видов — 3 балла (засоренность отмечается по четырехбалльной шкале А. И. Мальцева).

Сравнительно большое число видов встречено более чем на 40 полях (от 15 до 56% от общего количества обследованных полей), нередко они имеют до 3 и 4 баллов обилия (табл. 1). Около 20% всех посевов засорены в обилии 3—4 балла *Agropyron repens, Equisetum arvense, Raphanus raphanistrum,* до 10% посева засоряют *Echinochloa crus-galli, Scleranthus annuus, Polygonum lapathifolium, Sonchus arvensis, Cirsium arvense, Apera spica-venti, Spergula sativa.*

Из 156 сегетальных сорняков 22 вида встречаются в посевах часто (табл. 1). Из них наиболее обильны 13 видов: *Equisetum arvense, Chenopodium album, Agropyron repens, Raphanus raphanistrum, Sonchus arvensis, Polygonum lapathifolium, Spergula arvensis, Cirsium arvense, Rumex acetosella, Scleranthus annuus, Apera spica-venti, Echinchloa crus-galli, Centaurea cyanus.*

Кроме того, к этой группе сорных растений следует отнести *Spergula sativa, Agrostis gigantea, Plantago lanceolata, Lolium remotum, Cirsium setosum,* которые встречались нам не часто, но в большом количестве (4 балла).

Л. Г. Симонович, А. В. Михайловская и Н. Козловская (1969) к главнейшим сорным растениям Белоруссии относят щетинник желтоватый, костер ржаной, пикульник обыкновенный, тысячелистник обыкновенный, подорожник большой и дрему белую. Как показали наши исследования, эти виды могут часто встречаться в посевах, но не дают обильного засорения.

Другая часть видов часто встречается в посевах (табл. 1), но в обилии 2 балла и очень редко и только некоторые из них — 3 балла, среди них: *Galeopsis bifida, Polygonum convolvulus, Achillea millefolium, Stachys palustris, Tripleurospermum inodorum, Viola arvensis, Erodium cicutarium, Convolvulus arvensis, Anthemis arvensis, Mentha arvensis, Vicia sativa, Trifolium arvense, Setaria lutescens, Crepis tectorum.*

Сравнивая наши данные 1969 г. с данными Ф. И. Малькова (1928), полученными 40 лет назад, различаем четыре следующие группы видов.

1-я группа. Виды, не изменившие своего распространения и обилия в посевах. Их следует разделить на две подгруппы. Первая — виды, как и раньше часто встречающиеся в посевах и дающие засорение в 3 и 4 балла. К ним относятся *Equisetum arvense, Agropyron repens, Apera spica-venti, Spergula arvensis, Spergularia rubra* (L.) J. et C. Presl, *Raphanus raphanistrum, Stachys palustris, Cirsium arvense, Conchus arvensis, Tripleurospermum inodorum.* По происхождению часть этих видов является апофитами, часть — антропохорами.

Виды второй подгруппы также не изменили своего распространения, и роль их в посевах по-прежнему незначительна. К ним относятся *Fumaria officinalis, Daucus carota* L., *Galeopsis speciosa, Lamium amplexicaule* L,. *L. purpureum* L., *Sagina procumbens* L., *Sonchus asper* (L.), Hill, *Brassica campestris* L. В основном это типичные сегетальные расте-

ТАБЛИЦА 1

Наиболее часто встречающиеся в Белоруссии виды сорных растений

Вид	Процент полей, на которых вид встречен	В том числе в обилии 3 и 4 балла
Equisetum arvense L.	56	19
Chenopodium album L.	48	21
Agropyron repens (L.) Beauv.	47	19
Raphanus raphanistrum L.	40	16
Centaurea cyanus L.	36	2
Galeopsis bifida Boenn.	32	—
Sonchus arvensis L.	26	8.5
Polygonum lapathifolium L.	25	8.5
Achillea millefolium L.	25	3
Polygonum convolvulus L.	24	2.3
Spergula arvensis L.	23	5.3
Rumex acetosella L.	23	5
Cirsium arvense (L.) Scop.	23	8
Stachys palustris L.	20	2.3
Tripleurospermum inodorum (L.) Sch. Bip.	20	2.3
Viola arvensis Murr.	20	0.8
Echinochloa crus-galli (L.) Beauv.	19	10
Spergula sativa Boenn.	19	5.8
Scleranthus annuus L.	18	10
Erodium cicutarium (L.) L'Her.	18	2
Apera spica-venti (L.) Beauv.	17	2
Convolvulus arvensis L.	15	0.8
Mentha arvensis L.	14	2.3
Trifolium arvense L.	11	1.1
Cirsium setosum ((Willd.) M. B.	10	5.4
Setaria lutescens (Weige) Hubb.	10	—
Stellaria media (L.) Cyr.	9	3.9
Vicia sativa L.	9	0.8
Artemisia vulgaris L.	9	1.1
Capsella bursa-pastoris Med.	8	2
Lysimachia vulgaris L.	8	0.4
Crepis tectorum L.	8	—
Lycopsis arvensis L.	7.7	—
Vicia hirsuta (L.) S. F. Gray	7	0.4
Gnaphalium uliginosum L.	6.5	2.3
Potentilla anserina L.	6.5	1.5
Myosotis arvensis (L.) Hill	5.8	—
Vicia villosa Roth	5.4	—
Melandrium album (Mill.) Garke	5.0	—
Erigeron canadensis L.	4.5	0.5
Galeopsis speciosa Mill.	4.5	—
Plantago major L.	4.5	—
Agrostis gigantea Roth	3.9	2.3
Plantago lanceolata L.	3.9	2.3
Delphinium consolida L.	3.9	0.4

ния, однолетники и двулетники, для которых территория БССР является юго-западным или северо-западным пределом их распространения.

2-я группа. Виды, встреченные в посевах в меньшем количестве, чем указывается Мальковым. К ним относятся 13 многолетников, в их числе *Convolvulus arvensis, Lysimachia vulgaris, Mentha arvensis, Linaria vulgaris* Mill., *Campanula rapunculoides* L., а из однолетников — *Bromus secalinus* L., *B. arvensis* L., *Euphorbia helioscopia* L., *Galeopsis ladanum* L., *Galium aparine* L., *Lycopsis arvensis*. Одной из основных причин снижения роли растений этой группы в посевах является, по-видимому, введение чередования культур — озимых, яровых, пропашных.

3-я группа. Виды, почти исчезнувшие из посевов, хотя ранее, по данным Малькова, они произрастали там в большом количестве. К ним относятся *Avena strigosa* Schreb., *Lolium temulentum* L., *Fagopyrum ta-*

laricum (L.) Gaertn., *Agrostemma githago* L., *Veronica serpyllifolia* L., *Spergula linicola* Boreau, *Rhinanthus apterus* (Fries) Ostenf.

4-я группа. Виды, ранее не произраставшие в посевах, а в настоящее время сравнительно широко распространенные — *Bidens tripartita* L., *Plantago lanceolata*. Если для *Bidens tripartita* внедрению в посевы способствовала распашка болотных почв, то в появлении в посевах *Plantago lanceolata* лежат в основе биологические причины. В частности, определенные условия возделывания клевера оказались благоприятными для роста и развития *Plantago lanceolata*. Здесь у *Plantago* как у специализированного сорного растения определенной биологической группы отмечается соответствие в высоте культурному растению, соответствие во времени созревания семян и, возможно, в парусности семян. Фактически *P. lanceolata* — бич посевов клевера — можно считать специализированным сорным растением этой культуры, засоряющим посевной материал и таким образом распространяющимся по всей лесной зоне. Подобно другим специализированным сорным видам, *P. lanceolata* не встречается вообще или встречается единично в посевах других культур.

При сравнении наших данных с материалами «Флоры Белоруссии» (1949, 1950, 1955, 1959), а также с «Кратким определителем сорных растений Белоруссии» (Симонович и др., 1969) выявились некоторые расхождения в характеристике распространения видов этой группы. Отмеченные в названных выше работах как часто встречающиеся виды, *Bromus secalinus, B. arvensis, Cerastium caespitosum* Gilib., *Silene cucubalus* Web., *Fumaria officinalis* L., *Viola tricolor* L., *Galeopsis speciosa, G. tetrahit, Rhinanthus apterus, Galium aparine,* нам встречались в посевах редко или вообще не встречались. И, наоборот, отмеченные прежде как редко встречающиеся *Anthemis arvensis, Lolium remotum* Schrank сейчас часто обнаруживаются в посевах и иногда в обилии до 4 баллов (*Lolium remotum*). В «Кратком определителе» мы вообще не нашли *Galeopsis bifida, Silene dichotoma* Ehrh., *Prunella vulgaris* L., *Hieracium umbellatum* L., *Cirsium setosum*, хотя эти виды произрастают в посевах. Особенно часто встречаются в посевах яровых зерновых культур *Galeopsis bifida* и *Cirsium setosum.*

В работе Л. Г. Симонович, А. В. Михайловской и Н. В. Козловской (1969) упоминается о большом влиянии растений пустырей, обочин дорог на засоренность посевов. Как показали наши исследования, рудеральная флора не играет значительной роли в засорении посевов БССР. Рудеральные виды, которые попадают в посевы, произрастают там единично и, как правило, на краях посевов (*Cichorium intybus* L., *Echium vulgare* L., *Linaria vulgaris*). В качестве исключения следует отметить *Bidens tripartita* — растение обочин канав, которое при соответствующих условиях может заглушать посевы пропашных культур на заболоченных почвах, а также *Chenopodium album* и *Cirsium arvense.* Семена сегетально-рудерального растения *Chenopodium album* иногда заносятся на пониженные участки пашни с пустырей весенними водами и с навозом. В почве накапливается большой запас семян этого растения. Обычное рудеральное растение *Cirsium arvense* в западных районах Белоруссии является сегетальным, дающим иногда обильное засорение яровых и озимых посевов. Это дает основание считать, что в различных географических зонах отдельные виды могут вести себя или как рудеральные, или как сегетальные растения. Приведенный пример не единичен. Так, двулетнее рудеральное растение лесной зоны *Melilotus officinalis* (L.) Lam. становится сегетальным многолетником в Юго-Осетии (Парастаева-Гаглоева, 1958). Широко распространенное рудеральное растение *Cichorium intybus* в условиях Средней Азии засоряет посевы люцерны иногда в обилии до 3 баллов (Лой, 1968).

Растения местной флоры — апофиты в посевах Белоруссии представлены 26 видами. Наиболее стойкие из них — *Equisetum arvense, E. silvaticum* L., *Agropyron repens, Agrostis gigantea, Lysimachia vulgaris.*

В систематическом отношении 156 видов сегетальных растений БССР относятся к 31 семейству, 106 родам (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Распределение сорных растений по семействам и биологическим группам

Семейство	Число видов	Из них		Семейство	Число видов	Из них	
		одно-двулетников	многолетников			одно-двулетников	многолетников
Equisetaceae	2	—	2	*Onagraceae*	2	—	2
Gramineae	14	8	6	*Umbelliferae*	2	1	1
Juncaceae	1	1	—	*Convolvulaceae*	1	—	1
Polygonaceae	11	7	4	*Cuscutaceae*	4	1	—
Chenopodiaceae	2	2	—	*Primulaceae*	2	1	1
Amaranthaceae	1	1	—	*Gentianaceae*	1	1	
Caryophyllaceae	16	13	3	*Boraginaceae*	5	4	1
Ranunculaceae	3	1	2	*Labiatae*	10	7	3
Fumariaceae	1	1	—	*Solanaceae*	1	1	—
Cruciferae	15	13	2	*Scrophulariaceae*	9	8	1
Rosaceae	3	—	3	*Plantaginaceae*	2	—	2
Leguminosae	8	6	2	*Rubiaceae*	2	1	1
Geraniaceae	2	2	—	*Dipsacaceae*	1	—	1
Euphorbiaceae	2	1	1	*Campanulaceae*	2	—	2
Malvaceae	2	2		*Compositae*	32	13	19
Violaceae	1	1					
				Итого	156	97	59

Наибольшим числом видов представлены сем. *Compositae* (32 вида), *Caryophyllaceae* (16), *Cruciferae* (15), *Gramineae* (14), *Polygonaceae* (11), *Labiatae* (10).

В посевах озимых наибольшее засорение дают растения сем. *Gramineae* — *Apera spica-venti, Agropyron repens.* В посевах яровых культур злостными и упорными сорными видами являются *Cirsium arvense, C. setosum, Sonchus arvensis.* К обременительным сорным растениям пропашных культур следует отнести *Echinochloa crus-galli, Chenopodium album, Raphanus raphanistrum.*

В общем видовом составе сорной флоры Белоруссии однолетние растения представлены 93 видами. Наибольшее число видов-однолетников относится к сем. *Cruciferae* и *Caryophyllaceae* (11 видов).

Многолетние сорные растения представлены следующими биологическими типами: стержнекорневые — *Knautia arvensis* (L.) Coult., корнеотпрысковыми (*Sonchus arvensis*), корневищными (*Agropyron repens*), растениями с надземными ползучими побегами (*Potentilla anserina*). Наибольшее засорение дают растения корневищные и корнеотпрысковые, которые засоряют почву не только семенами, но и корневыми отпрысками. Из многолетников чаще всего встречаются виды из сем. *Compositae.*

В составе сегетальной флоры республики имеются и растения-паразиты — *Cuscuta epythymum* Murr., и растения-полупаразиты — *Rhinanthus vernalis* (Zing.) Schischk. et Serg., *Odontites serotina* (Lam.) Dum.

Разбирая вопрос о распространении сорных растений в Белоруссии, следует отметить, что у *Agropyron repens* встречаются как остистая, так и безостая формы. У *Echinochloa crus-galli* наибольшее распространение имеет остистая форма. *Sonchus arvensis* представлен как железистой, так и голой формами.

Выводы

Обследование посевов на засоренность в БССР показало, что из 156 сегетальных видов 54 засоряют посевы в обилии 4 балла, 57 видов — в 3 балла. На 265 обследованных полях от 40 до 146 раз встречены 22 вида, из них наибольшее засорение дают 13 видов: *Equisetum ar-*

vense L., *Chenopodium album* L., *Agropyron repens* (L.) Beauv., *Raphanus raphanistrum* L., *Sonchus arvensis* L., *Polygonum lapathifolium* L., *Spergula arvensis* L., *Cirsium arvense* Scop., *Rumex acetosella* L., *Scleranthus annuus* L., *Apera spica-venti* (L.) Beauv., *Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv., *Centaurea cyanus* L.

Кроме того, к этой группе следует отнести *Spergula sativa* Boenn., *Agrostis gigantea* Roth, *Plantago lanceolata* L., *Cirsium setosum* M. B.

За 40-летний период (после выхода в свет работы Ф. И. Малькова, 1928) распространение некоторых видов и их роль в посевах не изменились (*Apera spica-venti* (L.) Beauv.) и по-прежнему обилен, но редко встречается *Galeopsis speciosa* Mill. Другие виды произрастают в посевах в меньшем количестве (*Linaria vulgaris* L.). Часть видов почти исчезла из посевов (*Agrostemma githago* L.). Кроме того, появились новые сегетальные обременительные виды — *Bidens tripartita* L. на заболоченной почве и *Plantago lanceolata* L. в посевах клевера.

ЛИТЕРАТУРА

Лой Н. П. (1968). Сорные растения посевов люцерны Сурхандарьинской области. ДАН УзССР, 9. — Мальков Ф. И. (1928). Материалы по сорной растительности Белорусской ССР. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 18, 1. — Мальцев А. И. (1962). Сорная растительность СССР и меры борьбы с ней. — Парастаева-Гаглоева О. (1958). Засоренность посевов озимых культур Юго-Осетии и борьба с нею. — Симонович Л. Г., А. В. Михайловская, Н. В. Козловская. (1969). Краткий определитель сорных растений Белоруссии. — Флора БССР. Т. 1 (1949); т. 2 (1949); т. 3 (1950); т. 4 (1955); т. 5 (1959).

Всесоюзный институт растениеводства им. Н. И. Вавилова, Ленинград.

(Получено 26 I 1971).

УДК 581.145 : 582.584

Г. Ф. Феофилова

ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ РАЗВИТИЯ СОЦВЕТИЯ И ЦВЕТКА *CANNA×GENERALIS* BAILEY

С 2 рисунками

G. F. FEOFILOVA. DEVELOPMENTAL SUCCESSION IN FLOWER AND INFLORESCENCE OF *CANNA×GENERALIS* BAILEY

В статье делается попытка выяснить морфологическое строение соцветия и цветка канны садовой *Canna×generalis* Bailey на основе изучения развития цветка на оригинальном материале.

Соцветие канны охарактеризовано как соцветие смешанной формы, имеющей черты моноподиального и симподиального ветвлений. Прослежена последовательность заложения отдельных элементов цветка.

Морфология цветка и, в особенности, соцветия канны совершенно недостаточно освещается в имеющихся литературных источниках.

Кернике (Körnicke, 1869), ссылаясь на более ранних авторов (Lestiboudois, Nees von Esenbeek, Lindley и др.), обратил внимание на особенности в строении цветка канны, отметив его своеобразие и отклонения в функции отдельных частей цветка, по сравнению с таковыми у различных родов из родственных семейств. Развитие цветка канны также было весьма подробно рассмотрено сначала тем же Кернике, а затем Эйхлером (Eichler, 1873). Последним были также тщательно изучены развитие цветка и порядок развития соцветия канны. Позднее

несколько исследователей (Schumann, 1888; Kränzlin, 1912; Winkler, 1930) касались в своих работах отдельных вопросов строения и развития цветка и соцветия канны, критически обсуждая указания более ранних авторов.

Специальных отечественных литературных источников по этим вопросам нам найти не удалось, за исключением некоторых содержательных, но не исчерпывающих сведений по морфологии цветка и соцветия канны (Тахтаджян, 1966) и отдельных общих замечаний в некоторых научно-популярных изданиях (Назаревский, 1952; Краснова, 1959; Филатова, 1960, и др.).

Занимаясь изучением биологии канны садовой — *Canna×generalis* Bailey и обнаружив недостаточность и противоречивость литературных данных, мы обратились к сбору и изучению фактического материала.

С целью упрощения изложения истории развития цветка и соцветия канны мы проследим последовательность развития соцветия и цветка в отдельности по следующим элементам: 1) сложное соцветие; 2) частное соцветие-завиток; 3) цветок.

Сложное соцветие

Соцветие канны можно охарактеризовать как концевое, сложное, редко простое, прямостоячее, иногда свисающее. Оно имеет вид колоса или сложного соцветия, состоящего из завитков (рис. 1). Такое определение соцветия канны можно составить согласно высказываниям ряда авторов (Eichler, 1873; Petersen, 1889; Kränzlin, 1912; Winkler, 1930). По А. Л. Тахтаджяну (1966), это соцветие надо называть колосовидным или метельчатым, состоящим из дихазиев. Развитие элементов соцветия, очередность его ветвления подробно изложены Эйхлером. Кренцлин (Kränzlin, 1912), а затем Винклер (Winkler, 1930), подтверждают схему Эйхлера и указывают еще, кроме того, на существование простого соцветия, не имеющего боковых ветвей у видов, относящихся к подсекциям *Achirida* Bak. и *Glaucea* Kränzl. Винклер первый отметил, что соцветию канны присущ определенный тип ветвления. Главная ось растения ветвится рацемозно (моноподиально), а боковая ветвь развивается в соцветие другого типа. К сожалению, он не называет тип этого соцветия.

Мы пока не нашли в литературе рисунков и схем развития сложного соцветия канны (за исключением завитка и цветка). У исследованных нами соцветий канны садовой наблюдался следующий порядок в развитии боковых ветвей. Зачаточное соцветие в начале своего развития очень короткое и мясистое (рис. 2, *12*). Оно представляет собой весьма дифференцированный конус нарастания. В основании этого зачаточного соцветия в пазухах листовых зачатков формируются 1—3 боковые ветви I порядка (рис. 2, *13*). Заложение зачаточных листьев происходит акропетально, однако развитие ветвей I порядка базипетальное. Расположение зачаточных листьев и боковых ветвей в их пазухах супротивное, т. е. совпадает по топографии с образованием вегетативных частей (рис. 2, *16*, *17*). Кроющие листья, в пазухах которых развиваются соцветия I порядка, всегда сильно развиты и образуют влагалища, заключающие внутри себя соцветия I порядка со всеми их разветвлениями. Кроме кроющих листьев, образующих влагалища, в пазухах которых заключены соцветия I порядка, имеется еще от 7 до 17 не столь сильно развитых листьев, в пазухах которых закладываются зачатки частных соцветий — завитков. Эти листья располагаются на трехгранной оси. Такие же 2 типа листьев развиваются на осях соцветий всех порядков. Развитие соцветий I порядка происходит таким же образом, как и главной оси. В основании меристематического бугорка I порядка последовательно акропетально формируются зачатки листьев, развивающиеся в будущем в кроющие листья. Первый и второй кроющие листья, окружающие соцветие, не имеют в своих пазухах осевых образований

соцветия. В пазухах третьего и четвертого кроющих листьев в будущем разовьются ветви соцветия II порядка. В пазухах не столь сильно развивающихся листьев закладываются зачатки завитков II порядка.

Ветвление осей соцветия II, III и IV порядков происходит по тому же принципу, как и осей I порядка. Размер соцветия и количество цветков в завитке уменьшаются от порядка к порядку. Так, боковая ветвь II порядка по этим признакам отстает в росте от ветвей I порядка, III — от II. IV порядок редко достигает фазы развертывания соцветия. V, VI, VII порядки, как правило, остаются в зачаточном состоянии. По Винклеру (1930), одновременно с развитием боковых ветвей II, III, IV порядков идет и спиральное смещение их. Спиральный характер размещения боковых ветвей соцветия, а также и частей цветка действительно наблюдается.

Ветвление боковой оси главного соцветия происходит симподиально, подобно ветвлению корневищ, т. е. после отцветания главной оси развиваются боковые побеги I порядка, после их отцветания — II порядка и так далее (рис. 2, *18*). Нельзя сказать, что этот процесс идет в строгой последовательности. Происходит опережение в развитии последующих порядков, т. е. первые цветки на боковой ветви I порядка появляются тогда, когда цветение главной оси практически закончилось, но еще цветут 1—2 последних цветка. В этом и заключается сходство ветвления соцветия с ветвлением корневища канны — корневище образует боковые побеги в фазе 1—3 листьев тогда, когда основной побег заканчивает цветение.

На наш взгляд, соцветие канны садовой имеет сложное ветвление, сначала оно ветвится моноподиально, образуя ветви I порядка (рис. 1). После окончания развития главной оси начинает развиваться боковое соцветие, отклоняющее главную ось, оно растет почти вертикально, как бы продолжая рост главной оси. Закончив развитие, боковое соцветие образует следующий порядок, обнаруживая симподиальный тип ветвления. При этом от порядка к порядку все соцветие развивается как бы винтообразно закручиваясь. Закономерности ветвления соцветия тесно связаны с закономерностями ветвления корневища.

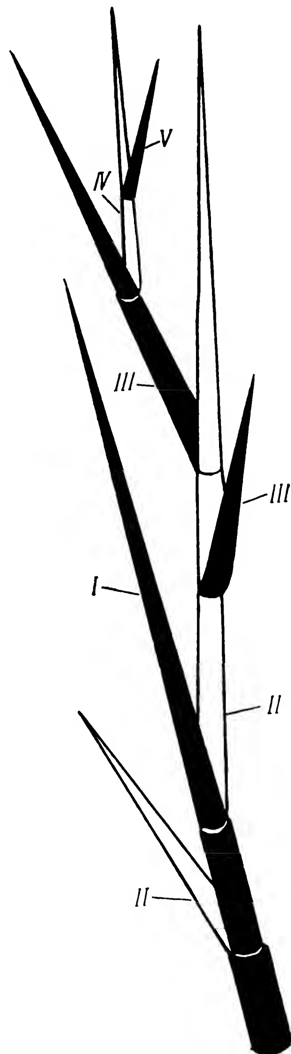


Рис. 1. Схема ветвления соцветия канны садовой.

I — главная ось соцветия; *II* — боковые оси I порядка; *III* — боковые оси II порядка; *IV* — боковые оси III порядка; *V* — боковые оси IV порядка.

В процессе развития у канны возникает соцветие смешанной формы, имеющее черты и моноподиального, и симподиального типов ветвления. Главная ось соцветия моноподиальная, а боковые соцветия симподиальные, с полным и неполным циклами развития. А. Л. Тахтаджян (1964) свидетельствует, что Гёбель (Goebel) в свое время указывал на возможность переходов от симподиального к моноподиальному типу ветвления соцветий и от моноподиального к симподиальному.

Необходимо отметить, что «простые» соцветия, о которых писали в свое время Кренцлин (Kränzlin) и Винклер (Winkler), образуются и у канны садовой; их развивают сеянцы, цветущие в первый год жизни, и растения, полученные от ослабленных боковых корневищ, жизнеспособность которых уменьшается в связи с возрастными изменениями материнского организма.

Частное соцветие — «завиток»

Эйхлер первым изучил развитие завитка в соцветии канны. Он показал, что на оси соцветия находятся кроющие листья не отдельных цветков, а двух-трех цветковых завитков. И только иногда двух-трехцветковые завитки канны редуцируются до одного первого цветка, что

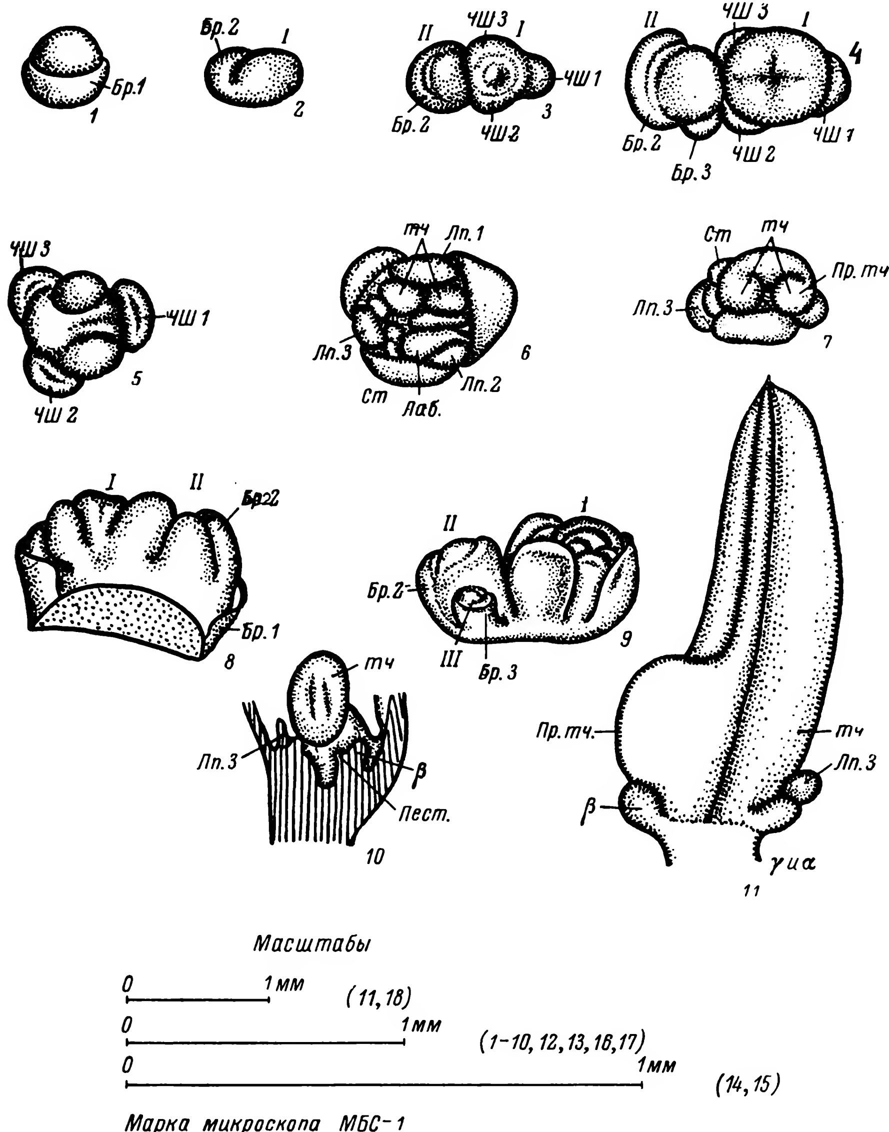


Рис. 2. Последовательность развития цветка и соцветия канны садовой.

1—3 — начало развития завитка; *4—11* — последовательное развитие цветка канны садовой; *12—13* — начало образования соцветия; *14—18* — более развитое соцветие; видны боковые оси I и III порядков. *Буквенные обозначения* (*чш*, *лп* и др.) даны в тексте.

случается на верхушке соцветия. Кренцлин (1912) отмечает, что появление единственного цветка в завитке характерно для видов канн Старого Света, за исключением *Canna chinensis* Willd., и нескольких американских видов. Эти завитки находятся в пазухе одной большой брактеи, которая по существу является прицветником первого цветка; брактея второго цветка находится слева по отношению ко второй и так далее. Брактеи третьего, а иногда и четвертого цветков находятся слева относительно второго и третьего цветков. По размерам они значительно уменьшаются по сравнению с брактеей первого цветка.

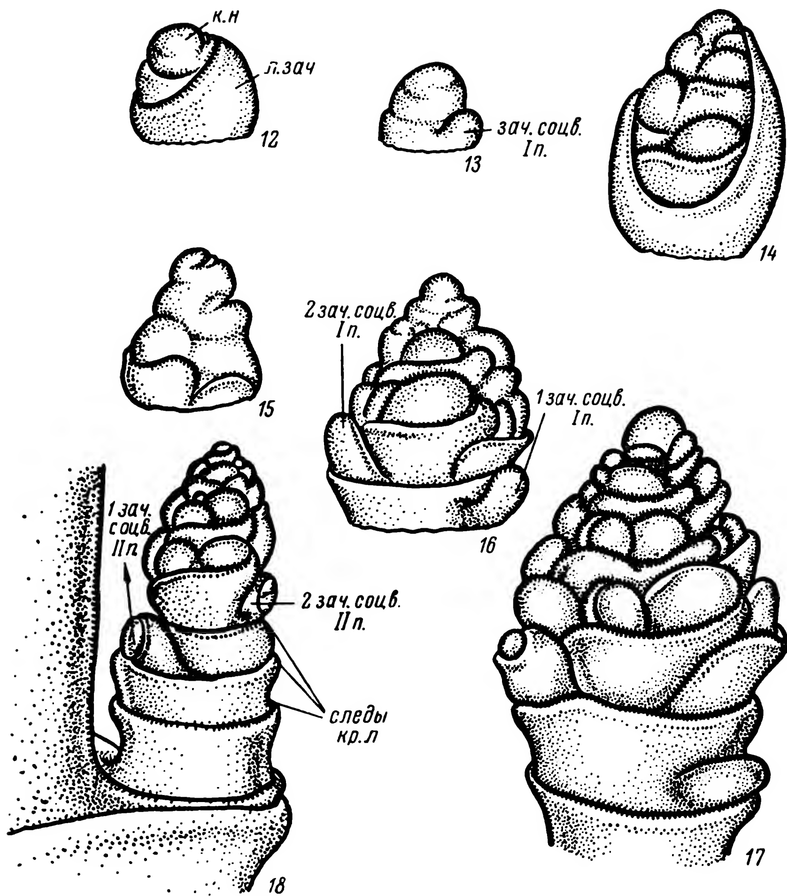


Рис. 2 *(продолжение)*.

В том, что это частное соцветие можно вполне определенно называть завитком, сходятся мнения почти всех авторов. Из числа исследователей, занимавшихся сем. *Cannaceae*, Петерсен (Petersen, 1889), Кренцлин (1912) и Винклер (1930) согласны в том, что это соцветие канны — завиток; Шуман ((Schumann, 1888) отрицал наличие завитка. Замеченные единичные случаи, когда первый и второй цветки бывают синдромны (спираль их листорасположения идет в обратном направлении) позволили ему сделать вывод, что частное соцветие канны развивает двухцветковые «симметричные агрегаты», но уже в 1904 г. (по свидетельству Кренцлина) Шуман характеризует пары цветков («Die Blütenpärchen») как образование завитка. Однако Тахтаджян (1966) при описании сем. *Cannaceae*, как уже нами указывалось выше, считает сложное соцветие канны состоящим из двухцветковых дихазиев.

По нашим наблюдениям, на осях всех порядков после образования некоторого числа зачаточных ветвей начинается образование двухцветковых соцветий — завитков, что вполне согласуется с описанием Эйхлера. Завитки в виде округлых бугорков развиваются в пазухах появившихся несколько раньше на оси соцветия дугообразных валиков, которые охватывают своим основанием одну треть окружности оси (рис. 2, *16*).

Главная ось раньше других начинает развитие завитка; затем развиваются завитки на осях первого порядка, начиная с верхних, и так далее. Развитие завитков на каждой из осей идет в акропетальном порядке.

Округлые меристематические бугорки, из которых развиваются завитки, при дальнейшем разрастании как бы делятся на 2 неравные

части все более углубляющимся желобком (рис. 2, *1*, *3*). Появившийся слева новый бугорок значительно меньше другого — это брактея второго цветка, в пазухе которой находится его зачаток (рис. 2, *3*). Появившийся зачаток второго цветка делится таким же образом перпендикулярно первому делению, но со смещением вправо (рис. 2, *4*, *9*). На развитом соцветии завитки располагаются в 3 ряда. Прицветники в завитке оказываются в следующем положении: первый прицветник вырастает с наружной стороны группы цветков (рис. 2, *1*, *8*). В пазухе первого прицветника развивается первый цветок на короткой ножке с поперечно расположенным слева прицветником, подпирающим второй цветок. Его еще более короткая ножка имеет справа поперечно расположенный прицветник, который в большинстве случаев остается без цветка или может иметь лишь зачаток цветка. В редких случаях в пазухе третьего прицветника образуется развитый цветок (рис. 2, *3*, *4*). Ось завитка не развивается и кончается в виде прицветника с зачатком цветка или без него.

В этом частном соцветии закладывается 3—5 цветков, но развиваются только 2 и очень редко 3. Из-за недоразвития третьего и четвертого цветков и в результате укорочения осей цветков образуется своеобразный завиток.

Цветок

Цветок канны совершенно несимметричен. Он имеет трехгнездную нижнюю завязь с 3 свободными чашелистиками. Три узких лепестка в нижней части срастаются. В их трубке вырастают 2—4 петалоидные стаминодия, которые в свою очередь также срастаются и образуют внутреннюю трубку. К этой трубке присоединяются петалоидная тычинка и петалоидный пестик.

По Кернике (1869) и Эйхлеру (Eichler, 1873), многие авторы (Lestiboudois, 1829 г., Hees von Esenbeek, 1831, и др.) пытались по-разному объяснить своеобразие цветка канны. Целью почти всех исследований было объяснить структуру цветка по однодольному типу, по которому признавалось 2 круга околоцветника, 2 круга тычинок и 1 круг плодолистиков.

Эйхлер с помощью рисунков и диаграмм, представляющих различные ступени развития завитка и цветка у *C. warscewiczii* Dietr., *C. glauca* L., *C. sellowii* Bouche, *C. indica* L., убедительно показал, что меристематические бугорки вырастают в углах брактей (прицветников), появившихся ранее на оси соцветия, и объяснил структуру цветка по пентацикличному тримерному типу однодольных с некоторыми отклонениями. По Эйхлеру, из 15 элементов пентацикличной тримерной диаграммы в цветке канны в лучшем случае насчитывается 14, а часто значительно меньше — всего 11 элементов.

Кренцлин подчеркивал, что количество элементов цветка канны, последовательность их развития (неодновременное закладывание элементов в примордии, закручивание цветка и др.) указывают на своеобразие морфологии цветка этого растения. Эйхлер, столкнувшись с трудностями при построении диаграммы цветка канны, весьма произвольно переводил элементы цветка из одного круга диаграммы в другой, с тем, чтобы как-то объяснить число и порядок расположения их. Кренцлин оправдывает Эйхлера за такую, как он называет, «сдержанную» интерпретацию. Он считал бессмысленным в этом случае полемизировать с Эйхлером и упрекал за полемику Шумана. Но Кренцлин тем не менее критиковал Эйхлера за диаграмму цветка, представленную в одной плоскости; по его мнению, спиральное расположение элементов цветка не дает основания распределять их таким образом.

Винклер, ссылаясь на Гёбеля (Goebel) и Шахнера (Schachner), считал все же неясным расположение отдельных членов в цветке. Все петалоидные элементы цветка, кроме чашелистиков, срастаются друг с дру-

гом в трубку, закрученную направо и имеющую односторонний рост. Гёбель объясняет это явление как результат «Spirotrophie», т. е. одностороннего ускорения роста элементов цветка при спиральном закручивании. Шахнер присоединяет к «Spirotrophie» некую зону ускорения — «Trophostichen», характерную для различных по величине частей цветка. Он указывает на 2 таких зоны, имеющихся в цветке. Из-за этих зон ускорения (по Винклеру) и неконстантных кругов тычинок (по Эйхлеру) среди морфологов до сих пор нет единого мнения относительно расположения членов цветка. И все-таки, по мнению Винклера, цветок канны можно объяснить по пентацикличному тримерному типу однодольных. Винклер присоединяется к мнениям Эйхлера и Кренцлина относительно петалоидного пестика, состоящего из 3 плодолистиков, и не соглашается с Костерусом (Costerus), считающим несомненной принадлежность тычинки к внешнему кругу стаминодий, а лепестковидного придатка — к внутреннему. Но Эйхлер показал, что тычинка и придаток ее развиваются из единой меристемы. То, что губа (labellum) — метаморфизованная тычинка, признают все авторы.

Из обзора литературы видно, что, несмотря на сделанные критические замечания, большинство авторов присоединяются к определению цветка канны, сделанному Эйхлером. Формула цветка канны по Эйхлеру: $K_3 \cdot C \cdot A(O) + (O.1^2 \cdot 1) \cdot G_3$.

Цветок канны трехчленный, состоит из 5 мутовок, из которых первые 2 принадлежат околоцветнику, следующие 2 — андроцею, последняя — гинецею. Мутовки околоцветника и гинецея развиваются в полном составе. По Эйхлеру, первый член внутренней мутовки тычинок (петалоидных стаминодиев) угнетается. Второй член ее — тычинка-лепесток, у которой одна часть образует фертильную полутычинку, а другая превращается в петалоидный придаток. Третьим членом этой мутовки является губа. Эйхлер считает, что тычинка-лепесток, как правило, «производит» стаминодии, число которых различно у разных видов канны.

Нами выяснено, что развитие цветка у канны садовой происходит, вполне согласно с описанием Эйхлера, по пентацикличному тримерному типу с неполной внутренней мутовкой андроцея. Дифференциация первого цветка начинается с последовательного образования полулунных валиков, развивающихся впоследствии в чашелистики (рис. 2, *3*). Первый из валиков диаметрально противоположен брактее второго цветка, второй подвинут вперед, третий назад. В промежутках определяются 3 новых примордия, при этом происходит утолщение всего круга закладки, расположенного выше чашелистиков, так что конус нарастания находится в глубине (рис. 2, *5*, *6*). 2 новых бугорка являются более крупными, чем третий и один из них развит более другого, он находится между первым и третьим чашелистиками. На обоих крупных бугорках намечаются сначала легкие поперечные бороздки, с помощью которых бугорки разделяются на внешнюю более узкую (рис. 2, *6*, $лп_1$ и $лп_2$) и внутреннюю более широкую части; радиальные бороздки делят внутреннюю часть крупного примордия, находящегося на заднем плане, на 2 кругловатых меристематических бугорка (рис. 2, *6*, *тч*). Третий примордий остается без изменений. Из двух кругловатых бугорков (*тч*), сначала одинаковых, очень быстро получает перевес бугорок, лежащий слева, который значительно вырастает над другим. Оба бугорка растут энергичнее, чем оставшийся неделенным третий бугорок (рис. 2, *6*, *лаб*). Внешние части ($лп_1$ и $лп_2$) увеличиваются, зачаток $лп_3$ почти не меняется. Из-за такого неровного роста частей цветка цветочная почка становится асимметричной, неправильной.

Внутренние примордии, образовавшиеся от поперечного и радиального делений как бы сдвигаются за счет роста, и апикальная меристема, находящаяся между этими растущими внутренними примордиями, как бы углубляется (рис. 2, *6*, *7*). В дальнейшем выясняется, что зачатки $лп_1$, $лп_2$, $лп_3$ развиваются в лепестки; двойные бугорки становятся «тычинкой-лепестком»: часть, лежащая слева, образует фертильную ты-

чинку, а из другой части вырастает стерильный петалоидный придаток. Из бугорка, образовавшегося от поперечного деления *лп*$_2$, возникает губа (Labellum), петалоидных стаминодиев при этом еще нет. Когда тычинка становится отчетливо заметна и на ней образуется бороздка, то в ее основании появляются 2 маленьких выступа будущих стаминодиев, один справа, другой слева (рис. 2, *10*, *11*). Они появляются несколько выше основания тычинки и со стороны ее спинки выглядят округлыми образованиями (рис. 2, *11*, α, β и γ). К моменту появления бугорков-стаминодиев возникает пестик. Он образуется из 3 плодолистиков (рис. 2, *10*). Плодолистики развиваются на внутренней поверхности центрального углубления цветка, почти на уровне прикрепления чашечки.

Выводы

1. Большинство авторов (Eichler, 1873; Petersen, 1889; Kränzlin, 1912; Winkler, 1930) характеризует соцветие канны как концевое, сложное, редко простое, прямостоячее, иногда свисающее. Оно имеет вид колоса и сложного соцветия, состоящего из завитков.

Исследованное нами соцветие канны садовой имеет сложное ветвление. Сначала ему присущ моноподиальный тип ветвления с образованием ветвей I порядка. Боковое соцветие I порядка, закончив развитие, образует следующий порядок, обнаруживая симподиальное ветвление. Порядок ветвления соцветия имеет тесную связь с ветвлением корневища. В процессе развития растения возникает соцветие смешанной формы, несущее черты и моноподиального, и симподиального ветвления. Главная ось соцветия моноподиальна, а боковые ветви — симподиальны, с полным и неполным циклами развития.

2. Развитие частного соцветия — завитка — и цветка у канны садовой идет по схеме Эйхлера. Часть соцветия, которая состоит из 2—3 цветков с прицветниками, носит название «завиток». В этом частном соцветии закладывается 3—4, редко 5 цветков, но развиваются только 2 и в редких случаях 3. Цветки в пазухах прицветников сидят на очень коротких ножках. В результате укорочения осей цветков и недоразвития третьего-четвертого цветков образуется своеобразный завиток.

Цветок канны садовой трехчленный и состоит из 5 мутовок. Первые 2 мутовки образуют околоцветник, следующие 2 принадлежат андроцею, а последняя — гинецею. Мутовки околоцветника и гинецея развиваются в полном составе. Внутренний круг андроцея неполный, состоит из губы (labellum) и из тычинки-лепестка, у которой одна ее часть образует фертильную полутычинку, а другая превращается в петалоидный придаток. Внешний круг андроцея в полном составе, его образуют петалоидные стаминодии.

ЛИТЕРАТУРА

Краснова Н. С. (1959). Цветочные растения. — Назаревский С. И. (1952). Канны. Природа, 11. — Тахтаджян А. Л. (1964). Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Филатова А. Н. (1960). Цветы. — Eichler A. W. (1873). Über den Blütenbau von *Canna*. Bot. Ztg., 12—16. — Körnicke Fr. (1869). Monographiae Marantearum. Prodr. Nouv. Mém. de la Soc. Natural de Moscou, XI. — Kränzlin Fr. (1912). Cannaceen, in Engler, Pflanzenreich, IV, 47. — Petersen O. C. (1889). *Cannaceae*, in E. P., I. Aufl. II, 6. — Schumann K. (1888). Einige Bemerkungen zur Morphologie der Cannablüte. Ber. Deutsch. Bot. Ges., VI. — Winkler H. (1930). *Cannaceae*. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2 Aufl. 15a.

Никитский
ботанический сад,
Ялта.

(Получено 5 IX 1970).

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 92 : 581.9

ЖИЗНЬ И ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ЕВГЕНИИ НИКОЛАЕВНЫ СИНСКОЙ (25 XI 1889—4 III 1965)[1]

A. I. SMETANNIKOVA. LIFE AND ACTIVITY OF EUGENIA NIKOLAEVNA SINSKAYA (25 XI 1889—4 III 1965)

В ноябре 1969 г. исполнилось 80 лет со дня рождения Е. Н. Синской, выдающегося ботаника, растениевода, эколога и географа, прекрасного знатока культурной и дикой флоры, профессора, доктора биологических и сельскохозяйственных наук.

Е. Н. принадлежала к тому поколению русских женщин, которым пришлось бороться за право на самостоятельную трудовую жизнь, за право быть специалистом, ученым; она прошла этот путь блестяще, показав пример борьбы, выдержки и настойчивости.

Е. Н. Синская родилась 25 XI 1889 в г. Великие Луки в семье педагога. Здесь она закончила 7 классов гимназии, восьмой класс кончала уже в Москве, куда переехала ее семья. Е. Н. мечтала о поступлении в университет — одно время в эти годы начали принимать в университет женщин. Она упорно готовилась к экзаменам на аттестат зрелости, изучила латинский язык (женская гимназия не давала аттестата зрелости). Е. Н. успешно сдала экзамены в Смоленской мужской гимназии. К этому времени прием женщин в университет был опять прекращен. Е. Н. в 1909 г. поступила в Московский сельскохозяйственный институт (бывш. Петровско-Разумовская академия, ныне Сельскохозяйственная академия им. К. А. Тимирязева) вольнослушательницей отделения растениеводства. «Вольнослушательницы» в действительности учились нелегально, так как женщин в Петровку официально не принимали. Возможность учиться в Академии они осуществляли через знакомых профессоров или профессоров, популярных поборников женского образования, чаще всего это были А. Ф. Фортунатов или В. Р. Вильямс. Просительницы обычно получали разрешение на посещение лекций и практических занятий. Вольнослушательницы не вносили плату за учение и не были связаны определенными сроками пребывания в учебном заведении; они получали записки о сдаче экзаменов и прохождении практики. Записки эти хранились годами, позднее подавалось прошение на имя министра земледелия и в Совет Академии с просьбой разрешить сдачу экзаменов экстерном.

Учение Е. Н. шло с перерывами, так как ей приходилось зарабатывать на жизнь (распалась семья) и подвело здоровье, она перенесла заболевание легких и малярию, видимо, подхваченную в экспедициях в Среднюю Азию; сказались также постоянное напряжение и полуголодная жизнь тех лет. И все же Е. Н. закончила Академию осенью 1917 г. по отделению луговодства и луговедения и в 1918 г. получила диплом ученого агронома первого разряда.

Учителями Евгении Николаевны в Академии были Д. Н. Прянишников, А. Ф. Фортунатов, В. Р. Вильямс, И. Н. Каблуков, А. Г. Дояренко. Под руководством последнего в 1916 г. Е. Н. писала дипломную работу по пойменным лугам Саратовской губернии. В Петровке Е. Н. Синская впервые встретилась с Н. И. Вавиловым, который поступил в Академию на два года раньше.

Е. Н. принимала активное участие в общественной жизни Академии, она была по существу организатором практики студентов во все годы учения ее в Петровке.

Для пополнения знаний с целью подготовки к научной работе Е. Н., начиная с первого курса, работала препаратором на Безенчукской опытной станции (1910 г.), на опытном поле Академии, на Новозыбковской опытной станции (1915—

[1] Доложено на заседании педагогической секции Всесоюзного ботанического общества в Ленинграде 17 I 1970. Печатается в сокращенном виде. Автор статьи благодарит родных и друзей Е. Н. Синской, оказавших помощь в подборе и предоставлении материалов для данной публикации.

1916 гг.), в Отделе земельных улучшений Туркестана (1917 г.) и принимала участие в ряде экспедиций в Среднюю Азию, Полесье, Северный край и другие районы страны.

Началом своей самостоятельной научной деятельности Е. Н. считала 1916 год, когда она руководила геоботаническим обследованием участка Новозыбковской опытной станции и прилегающего к ней района.

Первые четыре года научной деятельности Е. Н. были связаны с Саратовом, где в 1919 г. она работала губернским специалистом по луговодству. В 1919—1920 гг. Е. Н. изучает волжские луга и организует опорные пункты по луговодству и кормодобыванию. С 1920 г. она одновременно работает лаборантом на кафедре частного земледелия и селекции агрономического факультета Саратовского университета и лаборантом Саратовского бюро прикладной ботаники. Кафедру и Бюро ботаники возглавлял Н. И. Вавилов. Будучи лаборантом, Е. Н. вела самостоятельную работу по агробиологическому изучению семейства крестоцветных. Работа шла настолько успешно, что Н. И. Вавилов при своем переезде в Петроград предложил Е. Н. переехать туда же и продолжать ее ценные исследования. Так, с марта 1921 г. в жизни Е. Н. Синской начался самый продолжительный второй этап ее научной деятельности, связанный с Петроградом—Ленинградом, с Бюро прикладной ботаники — будущим Всесоюзным институтом прикладной ботаники и новых культур, в дальнейшем преобразованным во Всесоюзный институт растениеводства (ВИР), носящий ныне имя Н. И. Вавилова. Дальнейшая деятельность Е. Н. Синской была тесно связана с организацией и становлением Института, с его директором и основателем Н. И. Вавиловым. Е. Н. — ближайший соратник этого всемирно известного ученого.

В ВИРе Е. Н. работала 20 лет, по январь 1941 г., когда она была вынуждена уйти из Института в силу сложившейся обстановки.

В период Великой Отечественной войны Е. Н. работала вне ВИРа, а затем была вновь приглашена во Всесоюзный институт растениеводства, которому она отдала в итоге 44 года своей жизни.

Н. И. Вавилов всегда высоко ценил Синскую как талантливую сотрудницу и поручал ей организацию новых секций и отделов Института. Е. Н. помогала директору также в организации отделений и опытных станций ВИРа; одно время она была научным руководителем Майкопской опытной станции.

В 1921 г. в скромной должности лаборанта Отдела прикладной ботаники (при Ученом комитете) Е. Н. стала заведовать секцией крестоцветных растений, а в 1923 г. — секциями масличных, прядильных и корнеплодных растений. Секция масличных и корнеплодов была основана ею. В секции прядильных она впервые организовала работу с новыми интродуцируемыми в СССР прядильными растениями. В это время Е. Н. была уже старшим специалистом Отдела ботаники Государственного института опытной агрономии (ГИОА), как стало именоваться реорганизованное Бюро по прикладной ботанике. В 1925 г., при преобразовании Отдела ботаники ГИОА во Всесоюзный институт ботаники и новых культур Е. Н. Синская была зачислена старшим специалистом Отдела полевых культур по секции прядильных, масличных и корнеплодов. В 1931 г. в Институте был основан Отдел прикладной экологии, который и возглавила Е. Н. В 1933 г. этот отдел влился в Отдел географии, где Е. Н. продолжала активно работать; в то же время ей было поручено руководство Отделом кормовых растений, который пришлось формировать почти вновь на базе небольшой прежней группы. Синской была основана сеть зональных питомников кормовых и других, развернута работа в колхозах и совхозах по размножению и испытанию новых сортов люцерны и многих других многолетних трав.

2 XI 1934 Е. Н. Синской были присуждены ученые степени доктора биологических наук и доктора сельскохозяйственных наук без защиты диссертаций.

В 1937 г. Е. Н. была привлечена к руководству Отделом овощных культур, а в 1938 г. в мае назначена консультантом этого Отдела и одновременно оставлена научным руководителем Отдела кормовых культур.

С июня 1940 г. Е. Н. начала работать по совместительству в Ленинградском сельскохозяйственном институте (ЛСХИ) профессором кафедры ботаники, в конце года она вошла в штат этого института. Во время Великой Отечественной войны Е. Н. была назначена заведующей кафедры селекции и семеноводства ЛСХИ. В 1942 г. после первой блокадной зимы ЛСХИ эвакуируется в Пермь, а Е. Н. Синская была направлена по состоянию здоровья на юг. Она едет в Краснодар, где с 1942 г. заведует Лабораторией новых масличных культур Всесоюзного института масличных культур.

В 1943 г. Е. Н. переживает вторую эвакуацию, уходя из Краснодара с последними частями наших войск. С июня 1943 г. она работает в должности заместителя директора по научной части Закавказской опытной станции по масличным культурам в Закаталах (Азербайджан). В декабре 1944 г. после возвращения в Краснодар она назначается заведующей Отделом физиологии масличных растений ВНИИМК.

С 1945 г. Е. Н. вновь в Ленинграде, в родном для нее ВИРе в должности заведующей Отделом гербария. В феврале 1946 г. по ходатайству ВИРа Е. Н. переводится на постоянную работу в этот институт, а во ВНИИМКе она остается по совместительству, куда и выезжает на весь вегетационный период ежегодно. От совместительства Е. Н. освободилась только в 1950 г.

В 1957 г. Е. Н. по конкурсу вновь становится заведующей Отделом кормовых культур ВИРа. В марте 1963 г. она переходит в Отдел систематики и гербария культурных растений, где активно работала до последнего дня своей жизни. Е. Н. скончалась 4 марта 1965 г. от эмболии после воспаления легких.

От науки Е. Н. «могла отчислить только смерть», как говорила она сама своим друзьям. Она не представляла жизнь без науки, без работы, без исследований в природе.

Исключительное значение в научных работах Всесоюзного института растениеводства всегда имели и имеют экспедиции. Е. Н. Синская организовала и сама принимала участие во многих из них. Наиболее важными явились экспедиции Е. Н. на Алтай (1924 г.), тогда район еще совершенно не известный в отношении его растительных ресурсов, и в Японию (1928—1929гг.). Огромное значение для разрабатываемых Синской теоретических положений по видообразованию, проблеме происхождения флор, для селекции возделываемых растений имели многочисленные экспедиции Е. Н. по Кавказу, Закавказью и Средней Азии (1929—1953 гг.) и в последние годы ее жизни в лесо-степные районы европейской части СССР.

Экспедиции Е. Н. Синской были тесно связаны с организацией знаменитых коллекций ВИРа и их изучением (Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., XXXVIII, 1968).

Огромная коллекция кормовых растений была создана в основном усилиями Е. Н. в те годы. С 1924 по 1930 г. было разослано в научно-исследовательские и опытные учреждения более 5000 образцов, с 1931 по 1938 г. (период интенсивного травосеяния) — уже около 35 000.

Пшеницы Японии были собраны в экспедиционных поездках Н. И. Вавиловым и Е. Н. Синской. Е. Н. изучала пшеницы Сибири и Дальнего Востока и собрала образцы ячменя и овса из Японии. Из Японии Е. Н. привезла также коллекции ячменя Китая и Индии, ценность которых отмечал Н. И. Вавилов. Экспедиция Е. Н. в Японию и совместная поездка с М. С. Щенковой на Дальний Восток значительно обогатили ассортимент кукурузы в коллекции ВИРа. Вировцами подчеркивается роль экспедиций Е. Н. наравне с экспедициями Н. И. Вавилова в создании коллекции гречихи (1968 г.). Е. Н. привезла большое количество образцов риса из Японии. Скороспелый образец Хара-Бозу послужил одной из родительских форм при выведении первого отечественного гибридного сорта УЗРОС 7/13, до сих пор занимающего большие площади в Узбекской ССР и районированного в Таджикистане. Е. Н. собрала на Дальнем Востоке и в Японии 30 образцов сорго-гаоляна, среди которых оказались формы с восковидным эндоспермом. Алтайская экспедиция Е. Н. значительно пополнила коллекцию вики, гороха и других зернобобовых, а ее японские сборы — коллекцию сои. Е. Н. были также пополнены коллекции масличных культур сборами в Поволжье, на Алтае; много других крестоцветных привезла Е. Н. из Японии. И. А. Сизов в своей статье 1968 года не упоминает имени Е. Н. Синской при описании коллекций прядильных. Однако и эти коллекции ВИРа были пополнены сборами Е. Н. на Алтае еще в 1924 г. (лен, конопля) и в Японии (конопля, рами).

Экспедиции Е. Н. Синской и Н. И. Вавилова в Японию обогатили коллекцию бахчевых местными сортами арбузов, дыни и тыквы. С именем Синской связано также пополнение коллекции ВИРа плодовыми и ягодными растениями. Японские мандарины, привезенные Е. Н., послужили для выведения хороших холодостойких сортов. Е. Н. Синская положила начало культуре пампельмуса в СССР, о чем она говорит в своих воспоминаниях, остающихся еще в рукописи. Коллекция хурмы, собранная ею в Японии, была полностью высажена в Закаталах, а черенки груши (также из Японии) выращивались и изучались на Майкопской опытной станции ВИРа. Обследование грушевых лесов в окрестностях этой станции было выполнено Е. Н. с учениками в 30-е годы.

Велика была роль Е. Н. Синской и в изучении коллекций ВИРа — золотого генетического фонда нашей страны, как это принято говорить. Они исследовались самой Е. Н. и ее учениками в отделениях и на опытных станциях ВИРа, в Хибинах (ныне Кировск), в Пушкине Ленинградской области, в Каменной степи (Воронежская область), на Северном Кавказе (Отрада Кубанская, Шунтуки, Теберда), на Украине, в Средней Азии, в Поволжье.

Велика роль Е. Н. Синской и в изучении географической изменчивости культурных растений, в разработке их систематики, в частности внутривидовой с учетом экологического принципа, выдвинутого Н. И. Вавиловым. Накопленный многолетний опыт по сбору растительных ресурсов, их всестороннее изучение и оценка для целей практической селекции, внедрение в производство высокопродуктивных культурных и дикорастущих растений позволили Е. Н. внести весомый вклад в создание учения об исходном материале для селекции и в разработку теории происхождения культурных растений. Она сама и ее ученики разработали, в частности, дифференциальную систематику люцерны (Синская, позднее Лубенец), донника (Суворов), клевера (Хорошайлов), брюквы, репы и турнепса (Синская, позднее Шебалина), костра безостого (Жеребина), овсяницы луговой (Сметанникова) и др. В этих классификациях отображены не только систематика, но и экология растений, их биология, хозяйственная ценность видов и экотипов. Изучение свеклы в институте было начато под руководством Е. Н., затем продолжено в 1936 г. ее учеником В. Т. Красочкиным. Еще в 20-х годах Е. Н. работала по классификации культурной моркови. Изучение дикой моркови Е. Н. осуществлялось и позже,

в 30—60-е годы. Е. Н. Синская всегда подчеркивала, что систематика в работах ВИРа не самоцель, а средство для освоения природных растительных богатств. В гербарии ВИРа, которым с 1946 г. она заведовала, в конце ее деятельности насчитывалось более 100 000 гербарных листов по 4600 видам высших растений (культурные и их родичи).

Имя Е. Н. Синской стоит среди имен сотрудников ВИРа, открывших новые виды или давших новую таксономию (1968). Е. Н. выделила 9 видов люцерны (*Medicago quasifalcata* Sinsk., *M. falcata* Sinsk., *M. tetrahemicycla* Sinsk., *M. praesativa* Sinsk., *M. asiatica* Sinsk., *M. eusativa* Sinsk., *M. jemenensis* Sinsk., *M. syriaco-palestinica* Sinsk., *M. tripolilaiica* Sinsk.), вид пажитника — *Trigonella jemenensis* (Serp.) Sinsk., индийский редис *Raphanus indicus* Sinsk., репу азиатскую — *Brassica rapoasiatica* Sinsk., репу европейскую — *B. rapoeuropea* Sinsk., рыжик раскрывающийся — *Camelina crepitans* Sinsk., подвид рыжик кавказский — *Camelina caucasica* (Sinsk.) Vass., позднее описанный И. Т. Васильченко как вид, и в соавторстве с Г. С. Воскресенской Е. Н. выделен вид ляллемanции скальной из Армении — *Lallemantia rupestris* Voskr. et Sinsk., ячмень — *Hordeum humilis* Vav. et Bacht., описан по образцам, собранным Е. Н. Синской.

Публикации Е. Н. Синской — около 150 работ, общим объемом почти 300 печатных листов, посвящены результатам ее исследований по экологии, систематике, видообразованию и гибридизации, проблеме популяций, географии и физиологии многих видов и родов растений, теории и методике селекции, вопросам иммунитета и др.

Для Е. Н. Синской как ученого характерно сочетание теоретической работы с экспериментальной. Ее труды касаются как теории и методики соответствующих ботанических дисциплин, так и практики сельского хозяйства, методов селекции, полезных растений. Синская внесла серьезный вклад в развитие селекционной работы в нашей стране (кормовые растения, корнеплоды, масличные и др.).

В оригинальных советских исследованиях термин «экотип» впервые вошел в употребление в работах Е. Н. Синской в применении к ягодным из рода *Vaccinum* (1927) и крестоцветным (1928). Несколько позже он появился у М. А. Розановой (1928) при обобщении литературных данных.

Попытки дать классификацию экотипов и изложить значение экологического метода в систематике для селекционеров сделаны в работах Е. Н. «Экологическая система селекции кормовых растений» (1933), «Новые пути селекции» (1937), «Селекция кормовых культур» в соавторстве с Шебалиной (1935), «Современное состояние и перспективы селекции кормовых в СССР» (1935), «Селекция масличных крестоцветных» (1948) и др. Наиболее полное выражение концепция экотипа нашла в книге Е. Н. Синской «Динамика вида» (1948). Многие исследования в СССР и за рубежом обязаны появлению этого труда. В нем Е. Н. дает обобщение закономерностей эволюционного процесса и видообразования у растений. Эта сводка (527 странип) и последующие исследования позволили уточнить Е. Н. ее прежние положения и углубить наши знания о структуре популяций и об экоэлементах, установить некоторые более общие закономерности.

В «Динамике вида» и в статье «Об общих закономерностях эколого-географической изменчивости состава популяций дикорастущих и культурных растений» (1964) Е. Н. очень полно изложила вскрытые ею и другими исследователями закономерности, которые лежат в основе динамических процессов «клинальных» смен в составе экотипа, вида и при переходе одного вида к другому (так пишет сама Е. Н.). В книге показано, как при более или менее сплошном расселении, при отсутствии сильно действующих «барьеров», ограничивающих распространение популяций вида, состав популяций изменяется последовательно и закономерно в направлении, следующим за постепенным изменением комплекса условий существования. «Наблюдая, — пишет дальше Синская, — эти последовательные изменения состава популяций в пространстве по пути постепенного распространения растений, можно представить себе, как протекает этот процесс во времени». Закономерности этого перехода формулируются Е. Н. Синской в законе спиральных рядов. В книге «Динамика вида» Е. Н. опирается на свои более ранние работы: «Видообразование у люцерны и других растений» (1935), «Учение об экотипах в свете филогении популяций у высших растений» (1939), «Проблема вида в современной ботанической литературе» (1942) и др.

Н. И. Вавилов, высоко оценивая исследования и выводы Е. Н. Синской, писал: «В результате блестящих работ д-ра Е. Н. Синской в этом Институте (ВИР) недавно было сделано открытие, что родина люцерны, наиболее важной мировой кормовой культуры, находится в Закавказье и Иране. В этих районах д-р Е. Н. Синская обнаружила, что до сих пор эти растения находятся в процессе видообразования. В горах Закавказья можно было проследить эволюцию видов голубой и желтой люцерны из первичного хаоса форм» (1966).

Важнейшие итоги послевоенных работ Е. Н. Синской по структуре популяций даны в трех сборниках: «Проблема популяций у высших растений» (1961, 1963, 1964). В 1964 г. под редакцией Е. Н. и при ее участии вышел том «Трудов по прикладной ботанике, генетике и селекции», т. 36, «Проблемы популяций», вып. 2; в нем содержатся работы по эколого-генетическому и географическому изучению состава популяций у различных культурных растений и дикорастущих родичей. Учение о популяциях явилось тогда новым разделом биологической науки, одною

из первых Е. Н. оценила значение учения о популяциях для конкретизации путей эволюции.

В упомянутом томе помещены три работы Е. Н. Синской: «Об общих закономерностях эколого-географической изменчивости популяций, дикорастущих и культурных растений», «Опыт по гибридизации растений подсолнечника, различающихся по знаку и силе фотопериодической реакции» и «К познанию популяции дикорастущей кавказской ржи» (совместно с В. А. Борковской).

Среди крупных работ Е. Н. Синской по крестоцветным наибольшее значение имеет монография (645 страниц) «Масличные и корнеплоды семейства *Cruciferae*» (1928), в которой впервые было дано описание многих азиатских форм масличных и корнеплодов. И сейчас эта книга цитируется советскими и зарубежными учеными. Интересна ее статья о происхождении пшениц (1955), где Е. Н. предложила новое деление рода *Triticum* на секции и подсекции. Заслуживают особенного внимания большие ее работы по люцерне: «Видообразование у люцерны и других растений» (1935), «Люцерна и пажитник» (Культурная флора СССР, т. XIII, 1950). Предложенная Е. Н. классификация люцерны принята в основном в работах ее ученика П. А. Лубенца. Е. Н. принадлежат также большая монография «Однолетние кормовые растения юга СССР» (1957) и статья «Классификация льна как исходного материала для селекции и его эволюция» (1954).

Во ВНИИМКе Е. Н. Синская одна из первых в стране работала над проблемой связи роста и развития растений, производя теоретические и экспериментальные исследования на подсолнечнике, перилле и льне. Она дала новый метод определения длины световой стадии по фазам максимального прироста. Ею установлено при исследовании репродуцируемых коллекционных материалов, что яровые растения Средиземноморья нуждаются в яровизации, на что раньше указывал Н. И. Вавилов.

К физиологии Е. Н. имела особый вкус с давнего времени. По ее инициативе на Майкопском отделении ВИРа в 1936 г. была вновь организована лаборатория физиологии и анатомии многолетних кормовых трав (завед. А. И. Сметанникова). Е. Н. считала, что высокий уровень теоретической работы может существенно помочь практике. К сожалению, эти исследования были прекращены в 1939 г.

После кончины Е. Н. Синской в 1968 г. вышел из печати написанный ею исторический обзор работ ВИРа по систематике растений. Исследования, выполненные в Отделе систематики и географии культурных растений под руководством Е. Н., до сих пор представляют интерес для систематиков и филогенетиков (Культиасов, 1967). В этой работе Е. Н. останавливается на задачах и особенностях систематики культурных растений, подробно характеризует методы систематики, особенно эколого-географический метод, разработанный в ВИРе и при ее участии; в конце статьи дан общий исторический обзор развития систематики.

Генетики (Зарубайло и др., 1968) отмечают несомненный теоретический и практический интерес работ Е. Н. Синской по отдаленной гибридизации люцерны (Синская, 1957, 1959), выполнявшихся на Майкопской опытной станции.

Е. Н. Синская продолжала начатые Н. И. Вавиловым исследования по географии культурных растений в связи с их происхождением и начала написание большого труда «Историческая география культурной флоры». Е. Н. Синская отдала много лет созданию этой книги, первый вариант которой был готов в начале 1950 г. В 1952 г. на него поступили первые рецензии от специалистов в разных областях науки, высоко оценивших этот труд. Тема не стояла в плане работ Отдела систематики и гербария ВИРа, и Е. Н. работала по вечерам, в выходные дни, в отпуске. «Историческая география культурной флоры» представляет собой первый историко-географический обзор мировой культуры флоры. Труд является обобщением огромного материала почти полувековых исследований самого автора, советских растениеводов, главным образом вировцев, археологов, а также зарубежных ученых. В этой работе, посвященной памяти Н. И. Вавилова, обобщен огромный материал как собранный самим Н. И. Вавиловым, так и полученный исследователями после его смерти.

Е. Н. впервые свела и сопоставила с данными растениеводов большой археологический материал. Эти исследования по-новому освещают вопросы древнего земледелия, очагов его возникновения и путей распространения культурных растений в Европе и Средней Азии в древнейшие времена. Работа представляет большой интерес не только для специалистов растениеводов и ботаников географов, но и для историков культуры.

По широте исследований и глубине обобщений научная деятельность Е. Н. Синской сходна с творчеством Н. И. Вавилова. Их связывали общие стремления к широким обобщениям, огромная трудоспособность и необыкновенная эрудиция. Поэтому Е. Н. и смогла дать такой обобщающий труд, о котором идет речь.

Е. Н. любила молодежь и много внимания уделяла ей. Она вела большую педагогическую работу, постоянно руководила подготовкой многочисленных аспирантов, молодых сотрудников и тех, кто обращался к ней за помощью в научной работе в ВИРе, ЛСХИ, Ленинградском университете, ВНИИМКе и во многих других научных учреждениях СССР. Синская была бессменным редактором (1956—1965 гг.) сборников «Трудов аспирантов и молодых сотрудников ВИРа». Под ее редакцией вышли 10 томов этого издания.

Е. Н. редактировала основные издания ВИРа и Труды ВНИИМК. Она участвовала в созданном Н. И. Вавиловым капитальном издании «Культурная флора»

с 1938 г., а после Великой Отечественной войны встала во главе этого издания. Последний выпуск редактируемого ею «Сборника трудов ВИРа по проблеме популяций» (1961, 1963, 1964) вышел в 1965 г., уже после ее смерти. Е. Н. принимала действенное участие в редактировании 4-го тома издания «Апробация сельскохозяйственных культур» (1938).

Е. Н. Синская активно участвовала в научной и общественной жизни Института растениеводства, неоднократно выступала в президиуме ВАСХНИЛ, делала доклады о работе Института, была участницей многих съездов и совещаний. Первое Всесоюзное совещание по селекции и семеноводству кормовых растений, созванное при ВИРе в 1929 г., проходило под руководством Е. Н. Синской, которая многие годы руководила в ВИРе Комиссией по номенклатуре растений.

Е. Н. была активным членом Всесоюзного географического общества (член бюро Фенологической комиссии), выступала с докладами («Н. И. Вавилов как географ», 1966, «Фенология прежде и теперь», 1957, и др.). Е. Н. избиралась в Совет Ботанического общества и после Великой Отечественной войны была одним из инициаторов организации при нем секции культурных растений, выступала с докладами и участвовала в дискуссиях. Е. Н. была также членом Общества естествоиспытателей при Ленинградском университете и одним из организаторов его секции по исследованию популяций, где она несколько раз выступала с докладами. Е. Н. была также членом Московского общества испытателей природы, в «Трудах» которого опубликовала некоторые свои работы.

Е. Н. Синская была членом КПСС с 1942 года. В области философского мышления Е. Н. была передовым ученым, до последнего года своей жизни она вела в ВИРе общеинститутский философский семинар.

Е. Н. Синская широко известна за рубежами нашей страны, с нею переписывались многие известные ученые (Клаузен, Дарлингтон, Чиной, Кхара и др.). Долголетняя дружба связывала Е. Н. с Турессоном. Е. Н. была утверждена вице-президентом Комиссии по международному кодексу ботанической номенклатуры, выступала с письменными предложениями, была участником Международных совещаний в Монреале и Гамбурге, но не могла присутствовать на них по болезни (гипертония). Синская избиралась вице-президентом на двух Ботанических конгрессах, хотя также не присутствовала на них.

Некоторые книги Е. Н., в частности разделы, написанные ею для «Культурной флоры» по люцерне (XIII том), переведены и опубликованы в Англии, США, Венгрии и других странах, работа по пшенице переиздана в Китае (на китайском языке). Отдельные статьи Е. Н. печатались в немецких и английских журналах.

Е. Н. Синская всегда была в курсе современного состояния науки. Обладая широкими научными интересами, она читала новую литературу на разных языках по вопросам физики, химии, зоологии, кибернетики, философии, археологии, истории государств и народов. До последних дней жизни она сохранила необыкновенную память, выступая с докладами, она не читала по заранее написанному тексту.

В Е. Н. сочетались трезвость и критичность ума с необыкновенной юношеской чистотой души. Е. Н. никогда не отзывалась о людях плохо, тем более зло, но тех, кого она считала вредными и недостойными звания товарища, она просто вычеркивала из сферы ее окружающей, но не скрывала свою неприязнь и была пряма в своих суждениях. Е. Н., внутренне собранная и сдержанная, была в то же время горячей и непосредственной. Е. Н. не замыкалась в науке, увлекалась музыкой, театром, любила литературу, с успехом участвовала в художественной самодеятельности.

Некоторые разделы науки затронуты Е. Н. Синской впервые, например, работой над проблемой популяций она во многом опередила свое время.

В последние годы жизни Е. Н. беспокоилась о том, чтобы успеть обобщить результаты своих исследований и опубликовать их. Незаконченных рукописей у нее осталось немного. К сожалению, она не успела завершить свой последний труд: «Вид и его структурные части на различных уровнях развития органического мира». Наиболее ценные ее работы заслуживают переиздания, особенно монография «Динамика вида», достать которую сейчас стало невозможно.

Е. Н. Синская была награждена орденом Ленина и тремя медалями. Работы ее отмечены 4 большими и малыми медалями ВСХВ и ВДНХ. Когда отмечалось 100-летие со дня рождения И. В. Мичурина, ей была вручена памятная юбилейная медаль.

В творческом облике Е. Н. Синской отобразились лучшие черты советского ученого, нашего современника, яркая жизнь ее еще ждет своих исследователей.

ДОПОЛНЕНИЕ К «СПИСКУ ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Е. Н. СИНСКОЙ»[1]

1966 г. Учение Н. И. Вавилова об историко-географических очагах развития культурной флоры. В сб.: Вопросы географии культурных растений и Н. И. Вавилов. М.—Л., Изд. «Наука»: 22—31.

1968 г. Исторический обзор работ ВИР по систематике. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц. (серия: Проблемно-методические исследования), XXXIX, 2:3—38.

[1] Список опубликован в «Ботаническом журнале», том 52, № 7, 1967 г.

1969 г. Историческая география культурной флоры. (На заре земледелия). Л., Изд. «Колос», 480 стр.

К познанию популяций дикорастущей люцерны Западного Казахстана. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., XI, 2:96—116. (Совместно с Н. В. Шараповой и А. А. Филатенко).

ЛИТЕРАТУРА

Вавилов Н. И. (1966). Азия — источник видов. Растит. ресурсы, II, 1. — Культиасов Н. В. 1967). Экогенетический анализ многолетних люцерн. В кн.: Люцерна тяньшанская и опыт ее интродукции. М., Изд. «Наука». — Культиасов Н. В. (1968). Светлой памяти Евгении Николаевны Синской. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., XXXVIII, 3. Труды по прикл. бот., генет. и селекции. (1968). XXXVIII, 1 и 2.

А. И. Сметанникова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 26 I 1971).

МЕЖДУНАРОДНЫЕ КОНГРЕССЫ, СЪЕЗДЫ И СИМПОЗИУМЫ

УДК 002.704.31(106)006.3 : 576.3 : 581.3 : 582.31/.9

В. А. Поддубная-Арнольди и Е. Л. Кордюм

МЕЖДУНАРОДНЫЙ КОЛЛОКВИУМ «ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЖЕНСКОГО И МУЖСКОГО ГАМЕТОГЕНЕЗОВ У *CORMOPHYTA*», 6—7 XI 1970, РЕЙМС

V. A. PODDUBNAYA-ARNOLDI AND E. L. KORDYUM. THE INTERNATIONAL COLLOQUIUM: «CYTOLOGICAL ASPECTS OF MALE AND FEMALE GAMETOPHYTES IN *CORMOPHYTA*». (REIMS, 1970)

С 4 по 13 ноября 1970 г. группа советских цитоэмбриологов высших растений в составе 13 человек из разных городов СССР (из Ленинграда, Москвы, Киева, Тбилиси и Симферополя) была во Франции на коллоквиуме по цитологическим аспектам гаметогенезов высших растений.

Коллоквиум проходил в Реймсе на факультете естественных наук Университета и продолжался два дня (6—7 ноября). На этом коллоквиуме было заслушано 37 докладов, касающихся образования и развития микро- и макроспор, а также мужских и женских гамет некоторых папоротникообразных, голосемянных и покрытосемянных растений. Из 37 докладов, сделанных на этом коллоквиуме, 11 докладов было зачитано нашей группой, которая после французской группы была наиболее представительной. Из других стран (Польши, Румынии, ГДР, ФРГ, Швеции и Индии) было лишь по одному представителю. Из Голландии было два представителя. Всего в коллоквиуме участвовало около 150 человек.

В прочитанных докладах было затронуто много интересных вопросов, касающихся онтогенеза спор и гамет разных папоротникообразных, голосемянных и покрытосемянных на световом и электронномикроскопическом уровнях исследования, с привлечением в некоторых случаях методов люминесцентной микроскопии, цито- и гистохимии, цитофотометрии, авторадиографии.

Коллоквиум открыл проф. М. Фавр-Дюшартр, который был инициатором и главным организатором этого коллоквиума. Он остановился на вопросах происхождения и эволюции мужского и женского гаметофитов покрытосемянных, а также на некоторых аспектах эволюции пола у этой группы растений. М. Фавр-Дюшартр развивал уже ранее высказанную им гипотезу о происхождении зародышевого мешка покрытосемянных, являющуюся разновидностью архегониальной гипотезы. Выводя зародышевый мешок покрытосемянных из женского заростка голосемянных, М. Фавр-Дюшартр рассматривает антиподы как вегетативные клетки заростка, а остальные клетки как архегонии, причем он признает наличие трех архегониев, из которых один одноклеточный (яйцеклетка), а два другие двухклеточные (синергида+полярное ядро). По этой гипотезе на коллоквиуме открылась дискуссия, в которой приняли участие и советские ученые (Поддубная-Арнольди, Герасимова-Навашина и Романов).

В своих выступлениях участники коллоквиума указали на слабые стороны архегониальной гипотезы, в частности было отмечено, что представление о наличии в зародышевом мешке покрытосемянных двухклеточных архегониев противоречит действительности, так как ядра синергид и полярные ядра не являются сестринскими ядрами. Мы отстаивали ту мысль, что редукция генеративных органов покрытосемянных зашла так далеко, что образование антеридиев и архегониев стало у них невозможным. Большинство участников коллоквиума, в том числе и мы, отрицали архегониальную гипотезу происхождения зародышевого мешка покрытосемянных и указывали на то, что в настоящее время более приемлемой является гнетовая гипотеза, которая отрицает наличие архегониев и антеридиев у покрытосемянных и предполагает, что все клетки зародышевого мешка у этой

группы растений, как и у *Gnetum*, являются равноценными потенциально половыми клетками.

Исходным типом цветка покрытосемянных М. Фавр-Дюшартр, как и большинство исследователей, считает обоеполый цветок. Он признает, что эволюция шла от обоеполости к раздельнополости, от однодомности к двудомности. Эти высказывания не вызвали возражений.

Затем началось слушание других докладов. Чтобы дать представление о характере и содержании докладов, прочитанных на коллоквиуме, мы разделяем их на несколько групп (I—XII).

I. Электронномикроскопическое исследование макроспорогенеза и развития женского гаметофита папоротникообразных и голосемянных

Доклады: J. Tourte, J. Kuligowski и L. Sossountzov (Париж), H. Camefort (Париж), M. Gianordoli (Реймс), B. и C. Moussel (Париж), E. Hodcent (Реймс).

J. Tourte, J. Andres-Kuligowsky и L. Sossountzov в своем докладе «Некоторые аспекты онтогенеза у *Marsilea vestita* (Hook. and Grev.)» описали редукцию архегония, что, по мнению авторов, указывает на прогрессивность архегония *Marsiliaceae*, который по своей структуре является промежуточным типом между архегониями *Polypodiaceae* и *Gymnospermae*.

H. Camefort в своем докладе «Развитие вакуолярного аппарата в центральной клетке и яйцеклетке *Cryptomeria japonica* D. Don. (*Taxodiaceae*)» показал, что после периода созревания женского гаметофита тонопласт центральной вакуоли исчезает, в то время как цитоплазматические пузырьки проникают внутрь вакуолярного сока.

Доклад M. Gianordoli «Изучение ультраструктуры яйцеклетки *Taxus baccata*» был посвящен вопросу дегенерации пластид. По его данным, все пластиды по мере созревания яйцеклетки постепенно деформируются и не входят в состав пластид цитоплазмы зародыша. Перерождение пластид яйцеклетки достигает такой степени, что они уже не способны стать родоначальниками новых пластид. Отсюда возникла гипотеза, что пластиды привносятся в зиготу цитоплазмой спермиев.

В докладе B. и C. Moussel «Цитологическое исследование различных фаз мегаспорогенеза у *Ephedra distachya* L.» освещен вопрос о корреляции между степенью развития обоих интегументов семяпочки и некоторыми фазами макроспорогенеза.

E. Hodcent в докладе «Цитологические и хронологические особенности формирования мужского и женского гаметофитов *Araucaria araucana*» описала процесс формирования антеридиев и архегониев у этого вида, начиная с дифференциации инициальных клеток и кончая ранней стадией развития зародыша. В то время как ядро сперматогенной клетки делится в начале весны, в женском заростке центральная клетка архегония сохраняет способность делиться до конца апреля.

II. Электронномикроскопическое исследование макроспорогенеза и развития женского гаметофита покрытосемянных

Доклады: M. Jalouzot (Реймс), A. Dumas (Бордо), M. Rifot (Бордо), J. Godineau (Париж), J. Vazart (Париж).

M. Jalouzot в докладе «Ультраструктурные аспекты мегаспорогенеза *Oenothera lamarkiana*» осветила вопрос о распределении и динамике накопления каллозы в процессе макроспорогенеза. Было высказано предположение, что каллоза вырабатывается сначала эндоплазматическим ретикулюмом, а затем аппаратом Гольджи.

В докладе A. Dumas «Об ультраструктурных признаках археспория и ранних стадий развития зародышевого мешка *Conium maculatum* L.» описана ультраструктура пластидома и хондриома до и после мейоза. Показано, что в то время как митохондрии нормальны, пластиды настолько деформируются, что не способны образовывать новые элементы, поэтому число пластид по сравнению с числом митохондрий постепенно уменьшается. Расположение органелл находится в тесной связи с метаболической активностью репродуктивной ткани.

В докладе «Формирование клеточных оболочек в онтогенезе женского гаметофита у *Aquilegia vulgaris* L.» M. Rifot показала, что микропилярная и халазальная части зародышевого мешка отличаются друг от друга по своей структуре и физиологии. В микропилярной части в момент оплодотворения клеточная оболочка отсутствует, что облегчает проникновение пыльцевой трубки в зародышевый мешок. В халазальной части происходят изменения (образование гаусторий, скопление эргастоплазмы, лизис антипод) в соответствии с трофической ролью этой части зародышевого мешка. Между клетками женского гаметофита *A. vulgaris* обнаружено большое число плазмодесм.

J. Godineau в докладе «Ультраструктура зародышевого мешка *Crepis tectorum* L. после образования клеток и слияний полярных ядер» показал, что клетки зрелого зародышевого мешка *C. tectorum*, за исключением яйцеклетки, характеризуются значительной метаболической активностью. Стадия созревания зародышевого мешка характеризуется значительным увеличением его размеров, что связано с развитием вакуолярной системы и накоплением продуктов метаболизма.

J. Vazart в докладе «Дегенерация одной из синергид и проникновение пыльцевой трубки в зародышевый мешок *Linum usitatissimum* L.» описала дегенерацию одной из синергид до проникновения пыльцевой трубки в зародышевый мешок. Проникающая в дегенерирующую синергиду пыльцевая трубка открывается на границе с центральной клеткой. Дегенерация одной из синергид выражается в исчезновении вакуоли и подавлении активности аппарата Гольджи.

III. Изучение макроспорогенеза и развитие женского гаметофита покрытосемянных с применением светового микроскопа

Доклады: С. Н. Коробовой (Ленинград), Г. И. Савиной (Ленинград), Т. Б. Батыгиной (Ленинград), В. А. Поддубной-Арнольди и И. А. Ивановой (Москва), Е. Н. Герасимовой-Навашиной (Москва).

В докладе С. Н. Коробовой «О развитии специфических клеток во время микро- и макроспорогенеза у *Zea mays* L.» приведены данные по изучению «специфических клеток», которые дифференцируются в виде цилиндра по периферии связника в зачатке тычинки и в виде «островка» под бугорком зачатка завязи. Эти клетки автор считает физиологически активными образованиями.

Г. И. Савина в докладе «Развитие зародышевого мешка у *Ophrys insectifera*» установила редукцию женской генеративной сферы и ее вариабельность. Высказывается предположение, что в основе вышеуказанных явлений лежат изменения ядерно-плазменных корреляций, обусловленные колебаниями трофического баланса семяпочек, испытывающих у орхидных недостаток в снабжении питательными веществами.

В докладе Т. Б. Батыгиной «Некоторые особенности макроспорогенеза и развития женского гаметофита у пшениц» описано наличие утолщенных каллозных оболочек у спорогенных клеток и их производных. Докладчик считает, что утолщенные каллозные оболочки обеспечивают специфическую изоляцию спорогенных клеток от окружающих тканей. В работе описываются таблитчатые клетки, которые, по мнению докладчика, являются своеобразной гипостазой.

В докладе В. А. Поддубной-Арнольди и И. А. Ивановой «Макроспорогенез и развитие женского гаметофита у некоторых отдаленных гибридов в семействе злаков» показано, что стерильность ржано-пырейных гибридов № 1 и № 2 объясняется не столько нарушениями в функционировании пыльников и пыльцы, сколько нарушениями в функционировании завязей, семяпочек и зародышевых мешков.

Е. Н. Герасимова-Навашина в докладе «Циклическое состояние гамет покрытосемянных» описала две серии опытов с видами *Crepis*: в одной серии X-лучами были облучены зрелые пыльцевые зерна, которые затем были использованы для оплодотворения необлученных яйцеклеток, в другой — облучению подверглись яйцеклетки, которые затем были оплодотворены необлученной пыльцой. Данные обеих серий опыта показали, что и в том и в другом случаях при первых делениях зиготы и первичного ядра эндосперма половые элементы находятся в периоде G_1 митотического цикла, так как обнаруженные перестройки были исключительно «хромосомного» типа.

IV. Электронномикроскопическое исследование женского гаметофита *Pinus silvestris* L. с применением гистохимической методики

Доклад A. Gelissen (Ньюмеген, Голландия).

В докладе A. Gelissen «Некоторые ультраструктурные и гистохимические исследования развития женского гаметофита *Pinus silvestris* L.» были освещены последовательные стадии прорастания макроспоры до сформирования зрелого заростка. При этом особое внимание было уделено локализации ряда ферментов: фосфатазы, неспецифической эстеразы, сукциндегидразы, пероксидазы, цитохром-оксидазы и амилазы в нуцеллусе, интегументе и женском гаметофите на разных стадиях их развития.

V. Исследование женского гаметофита *Nicotiana* при помощи светового микроскопа с применением гистохимической методики

Доклад В. П. Банниковой (Киев).

Свой доклад «Особенности развития женского гаметофита *Nicotiana*» В. П. Банникова посвятила итогам изучения морфологических и цитохимических особенностей женского гаметофита *N. rustica*, *N. glutinosa* и *N. paniculata*. Особое внимание было уделено локализации и динамике накопления ДНК и РНК на разных фазах развития макроспор и женского гаметофита. По мере развития женского гаметофита количество ДНК в ядрах и РНК в цитоплазме зародышевого мешка снижается. Наименьшее количество нуклеиновых кислот наблюдалось в зрелом зародышевом мешке. В зародышевых мешках были обнаружены синергиды и антиподы, морфологически и физиологически сходные с яйцеклеткой.

VI. Исследование макроспорогенеза у некоторых покрытосемянных с применением люминесцентного микроскопа

Доклад B. Rodkiewic et H. Kuran (Люблин).

Свой доклад «Морфогенез у некоторых семейств покрытосемянных» B. Rodkiewic и H. Kuran посвятили распределению и динамике накопления каллозы в процессе макроспорогенеза у представителей сем. *Onagraceae*, *Caryophyllaceae* и *Scrophulariaceae*. Появление и распределение каллозы в процессе макроспорогенеза сходно с таковым в процессе микроспорогенеза. Наличие каллозы обнаружено в оболочках макроспороцита, диады и тетрады макроспор.

VII. Кариологические исследования женского гаметофита колхиплоида C_1 поколения *Larix decidua*$\times C_0$ *L. leptolepis*

Доклад K. Illies (Шмаленбек).

Этот доклад содержал данные исследования морфологии хромосом в эндосперме анеуплоидной лиственницы, полученной от скрещивания C_1-поколения *Larix decidua*$\times$колхиплоид *L. leptolepis*. При этом отмечено возникновение периклинальных химер (диплоид-триплоид). В клетках эндосперма обнаружена значительная вариация чисел хромосом, формирование аномальных веретен, потеря ориентации хромосом и т. д.

VIII. Электромикроскопическое исследование микроспорогенеза и развития мужского гаметофита голосемянных и покрытосемянных

Доклады: J. Audran (Реймс), L. Chesnoy (Париж), J. Lepouse (Реймс), M. Willemse (Ньюмеген), R. Chardard (Реймс), B. Vazart (Амьен).

Особенностям микроспорогенеза и гаметогенеза у некоторых голосемянных были посвящены доклады J. Audran «Ультраструктурное исследование микроспорогенеза у *Ceratozamia mexicana*»; L. Chesnoy «О гаметогенезе у *Cupressaceae*»; J. Lepouse «Исследование генезиса экзины пыльцевых зерен *Abies*»; M. Willemse «Мужской гаметофит *Pinus silvestris*».

J. Audran описал наличие разных органелл (рибосом, диктиосом, митохондрий и эндоплазматического ретикулюма) в цитоплазме археспориальных клеток и микроспор *Ceratozamia mexicana* на различных фазах их развития.

L. Chesnoy привела данные изучения ультраструктуры сперматогенной клетки *Biota orientalis*, отметила образование новых рибосом во время первого деления сперматогенной клетки. Высказала предположение о повышении интенсивности синтеза белка в этой клетке.

Основное внимание J. Lepouse уделил особенностям формирования экзины пыльцевого зерна *Abies*. Показано, что в молодой микроспоре вещества полисахаридной природы продуцируются аппаратом Гольджи и в виде структурных элементов откладываются между плазмалеммой и специальной оболочкой. Экзина в зоне поры имеет более тонкое строение, чем в остальной части пыльцевого зерна.

M. Willemse привел данные об изменении числа и формы пластид, митохондрий, глобул липидов, диктиосом, эндоплазматического ретикулюма и вакуолизации в процессе споро- и гаметогенеза в мужских шишках сосны. Докладчик остановился также на вопросах происхождения разных слоев оболочки пыльцевого зерна и участия в этом процессе клеточных органелл.

Особенностям микроспорогенеза и гаметогенеза некоторых покрытосемянных были посвящены доклады R. Chardard «Ультраструктура тапетальных клеток, микроспор и пыльцевых зерен некоторых орхидных»; B. Vazart «Первое деление и образование генеративной клетки в пыльцевом зерне табака». Chardard уделил внимание распределению гранул спорополленина в клетках тапетума и вокруг пыльцевых зерен, времени появления спорополленина и возможным путям его возникновения. Он считает, что в образовании спорополленина участвуют не только клетки тапетума, но и цитоплазма самого пыльцевого зерна.

B. Vazart предпринял исследование первого деления в пыльцевом зерне *Nicotiana tabacum* в связи с тем, что Ничем и его сотрудниками (1968 г.) были получены гаплоидные эмбриоиды из пыльцевых зерен этого растения. Он показал, что первое деление в пыльцевом зерне *N. tabacum* обычно протекает нормально, в результате чего возникают вегетативная и генеративная клетки, органеллы которых сходны, но у последней их меньше. Однако среди небольшого числа пыльцевых зерен обнаружено неполное отделение генеративной клетки от вегетативной, что, по мнению автора, указывает на ненормальную дифференциацию мужского гаметофита и на возможность образования при этом эмбриоидов.

IX. Исследование микроспорогенеза и развития мужского гаметофита покрытосемянных при помощи светового микроскопа

Доклады: И. Д. Романова (Ленинград), Л. И. Орёл (Ленинград), Е. Л. Кордюм (Киев), M. Brouland et J. Jeahny (Реймс), I. Klasterska (Стокгольм).

И. Д. Романов в докладе «Развитие мужского гаметофита у *Triticum aestivum* по наблюдениям in vivo» показал, что у пшеницы, как и у других злаков, пыльцевые зерна располагаются в виде одного слоя на внутренней стороне стенки

гнезда пыльника и в течение всего процесса развития своим внешним концом соприкасаются с тапетумом, а внутренним обращены в полость гнезда пыльника. Как правило, генеративная клетка располагается у внутреннего конца пыльцевого зерна против поры. В оболочке генеративной клетки при первом митозе обнаружена каллоза, которая выявляется до тех пор, пока генеративная клетка сохраняет линзообразную форму. Закономерности движения как ядер, так и генеративной клетки в пыльцевом зерне обусловлены соответственно направленными перемещениями цитоплазмы.

В докладе «Нарушение гаметогенеза при цитоплазматической мужской стерильности кукурузы и пшеницы» Л. И. Орёл на основании исследований in vivo пыльцевых зерен кукурузы и пшеницы с цитоплазматической мужской стерильностью показала, что основным моментом, свидетельствующим о наступлении их дегенерации, является патологическая вакуолизация.

Е. Л. Кордюм в докладе «Особенности развития мужского гаметофита у зонтичных» привела данные по исследованию мужского гаметофита у 73 видов зонтичных, относящихся к разным трибам семейства, и показала, что в отличие от других покрытосемянных у зонтичных постепенное обогащение цитоплазмой происходит уже во время первого деления в пыльцевом зерне. Зрелые пыльцевые зерна зонтичных трехклеточные, богатые крахмалом и многие из них имеют кристаллы неизвестной природы (возможно, оксалата кальция).

По данным M. Brouland и J. Jeahny, приведенным в их докладе «Новые цитологические и цитоэмбриологические данные о роли мужских гамет в образовании зародыша и эндосперма у *Anemone nemorosa* L.», двойное оплодотворение не всегда имеет место у этого растения. В ряде случаев эндосперм здесь возникает без слияния вторичного ядра зародышевого мешка со спермием. В результате цитофотометрической обработки обнаружено наличие тетраплоидных ядер эндосперма.

I. Klasterska в докладе «К проблеме полового размножения у роз секции *Caninae*» описала различные нарушения мейоза («тип Caninae») при образовании микро- и макроспор, в частности у пентаплоидных и гексаплоидных видов, что привело к образованию неполноценных гамет и формированию различных хромосомных рас.

X. Исследование микроспорогенеза и развития мужского гаметофита покрытосемянных при помощи светового микроскопа с применением цитофотометрии, цито- и гистохимической методик

Доклады: С. А. Резниковой (Симферополь), L. Albertini (Тулуза), A. Souvre (Тулуза), Ю. Ф. Богданова (Москва).

В докладе С. А. Резниковой «Микроспорогенез и дифференциация клеток пыльника *Lilium candidum* L. in situ и in vivo» цитохимическими методами показана последовательность воспроизведения ДНК, РНК и белков в клетках тканей пыльника в связи с процессами деления при микроспорогенезе. Кроме того, выявлена локализация и динамика накопления крахмала, жира и каротина. Установлено, что накопление энергетических веществ происходит в течение поздней интерфазы и профазы мейоза и митоза и что процессы пластического и энергетического обмена в развивающемся пыльнике строго координированы благодаря наличию физиологической корреляции, связывающей ткани пыльника в единую систему.

Доклады L. Albertini «Действие актиномицина „D“ на синтез РНК и белков в микроспороцитах и тапетуме *Rhoeo discolor*» и A. Souvre «Влияние холода на микроспороциты и тапетум *Rhoeo discolor*» посвящены данным ауторадиографических исследований синтеза РНК и белков в микроспороцитах и в тапетуме. L. Albertini показал, что актиномицин «D» подавляет синтез РНК как в материнских клетках микроспор, так и в тапетуме. Белки клеток тапетума мигрируют к ядрам микроспороцитов, что указывает на то, что тапетум выполняет функцию снабжения микроспороцитов питательными веществами.

A. Souvre показал, что под влиянием холода ядра микроспороцитов иногда очень изменяются, но чаще они не испытывают существенных изменений и синтез ДНК протекает нормально. Ядра клеток тапетума под воздействием холода обнаруживают признаки преждевременной дегенерации.

В докладе «Отношение гистон/ДНК, в митозе и мейозе» Ю. Ф. Богданов показал, что на протяжении митотического цикла в ядрах эндосперма *Tulipa*, включая все стадии митоза, наблюдается отношение гистон/ДНК равное 1 : 1, если количество этих веществ определяют цитофотометрически и выражают в классах плоидности. В мейозе у животных, Grillus domesticus и др. тем же методом обнаружено отставание во времени удвоения количества гистона в ядрах от редупликации ДНК.

XI. Цитологическое исследование микроспорогенеза и развития мужского гаметофита у некоторых видов *Ephedra* с применением светового микроскопа

Доклад P. Mehra (Чандигар, Индия).

С докладом «Микроспорогенез и мужской гаметогенез у ряда видов *Ephedra*» выступил P. Mehra. Он осветил особенности деления генеративного ядра у раз-

личных видов *Ephedra* и формирование в результате этого деления двух ядер неодинаковой величины. Докладчик проанализировал возможные причины этого явления — направление веретена, различное расположение хромосом (более рыхлое у ядра, располагающегося в центре клетки, и более компактное в ядре, располагающемся ближе к оболочке споры), особенности цитоплазмы и т. д. В этом докладе было также уделено внимание нарушениям при образовании тетрад микроспор, приводящим к формированию диплоидных микроспор.

XII. Цитологическое исследование развития микроспор и мужского гаметофита у некоторых экспериментально полученных автотетраплоидов покрытосемянных

Доклад P. Raicu, A. Constantinescu и M. Radu (Бухарест).

В докладе P. Raicu, A. Constantinescu и M. Radu «Микроспорогенез и стерильность у некоторых экспериментальных аутотетраплоидов ряда культурных растений» были приведены многочисленные примеры различных нарушений мейоза, приводящие к формированию стерильной пыльцы. Полученные тетраплоиды в целом ряде случаев характеризовались очень низкой фертильностью. Обсуждены возможные причины генной и физиологической стерильности.

Из приведенных докладов видно, что зарубежные ученые, в особенности французские, большое внимание уделяют электронномикроскопическому исследованию спорогенеза и гаметогенеза высших растений, особенно голосемянных, причем они показывали иллюстрации исключительно высокого качества, что указывает на то, что они в совершенстве овладели методикой электронномикроскопического исследования. Работы, выполненные зарубежными учеными на электронномикроскопическом уровне, касались главным образом цитоплазматических органелл (митохондрий, диктиосом, рибосом, пластид и т. д.) и их изменений в процессах развития и созревания спор и гамет, что, конечно, очень важно для понимания специфического функционирования последних.

В качестве положительной черты современного развития эмбриологии, выявившейся на коллоквиуме как в докладах советских, так и зарубежных ученых, следует отметить прогрессивно развивающуюся связь эмбриологии с цитологией, физиологией, цитохимией и биохимией.

Электронномикроскопические исследования позволили выявить тонкую структуру микро- и макроспор, а также мужских и женских гамет у разных представителей высших растений, особенно голосемянных, на разных фазах их развития, выявить отличие ультраструктуры половых клеток от соматических. В то время как вегетативные клетки, особенно во время их физиологической активности, богаты разными органеллами и эргастическими веществами, половые клетки значительно беднее ими. Кроме того, все органеллы половых клеток несколько слабее развиты, чем таковые вегетативных клеток. В своих исследованиях зарубежные ученые, особенно французские, стремятся выяснить систематические и филогенетические взаимоотношения между разными таксономическими единицами; на уровне электронного микроскопа они отмечают более высокий уровень организации строения спор, гаметофитов и гамет покрытосемянных, по сравнению с голосемянными, что подтверждает аналогичное представление, полученное на основании применения светового микроскопа.

Цито- и гистохимические исследования позволили установить локализацию и динамику накопления различных пластических, физиологически активных веществ и ферментов по мере развития спор и гамет у некоторых представителей голосемянных и покрытосемянных, что дает возможность подойти к осмыслению процессов спорогенеза и гаметогенеза со стороны физиологии.

Хотя исследования советских ученых касались лишь спорогенеза и гаметогенеза покрытосемянных и были основаны на применении только светового микроскопа, они были одобрены участниками коллоквиума, так как в них содержались новые данные по морфологии, по цито- и гистохимии спорогенеза и гаметогенеза у некоторых покрытосемянных, и так как в них были использованы экспериментальные методы. Признание достижений советских цитоэмбриологов сказалось и в том, что председателем последнего заседания коллоквиума была выбрана проф. В. А. Поддубная-Арнольди.

В свободное от заседаний коллоквиума время мы осматривали лаборатории и аудитории Реймского университета, знакомились с иностранными учеными. Многочисленные лаборатории и аудитории построены на основе современной техники и очень хорошо оборудованы всем необходимым. Особенно детально мы познакомились с работами кафедры ботаники Университета, возглавляемой проф. М. Фавром-Дюшартром. На этой кафедре наряду с учебным процессом ведутся исследовательские работы по эволюции мужского и женского гаметофитов голосемянных и покрытосемянных растений с применением светового и электронного микроскопов.

В Реймском университете нас также заинтересовали работы лаборатории биологии и биохимии развития, возглавляемой проф. М. Гончаровой. Эта хорошо оснащенная лаборатория ведет исследование биохимических процессов, управляющих вступлением клеток в деление, и процессов, контролирующих биосинтез

ДНК, РНК и необходимых для их синтеза белков. В исследованиях хорошо сочетаются теоретические, биохимические, молекулярнобиологические и цитологические подходы и методы исследования. Сотрудники лаборатории — биологи по образованию — интенсивно и успешно осваивают принципы и методы молекулярной биологии.

Мы пробыли в Реймсе четыре дня и 8 ноября отправились в Париж, где пробыли шесть дней. В Париже наша программа несколько нарушилась из-за двух неприсутственных дней (11 ноября был день победы над Германией 1918 г., 12 ноября был день похорон Ш. Де-Голля). Нам не удалось посетить ботанический сад, лабораторию проф. Нича, музей естественной истории и Лувр.

В Париже мы посетили на фармацевтическом факультете Сорбонны лабораторию проф. Ж. Л. Гиньяра, где нас очень хорошо приняли и ознакомили с работой лаборатории. Как и в прежние годы, работы здесь ведут по сравнительному изучению эмбриогенеза ряда покрытосемянных растений. Работы эти имеют важное значение для систематики и филогении покрытосемянных, для выяснения взаимоотношений между одно- и двудольными. Кроме того, в этой лаборатории ведут исследования по культуре зародышей и тычинок с целью вскрытия закономерностей процессов дифференциации клеток, тканей и органов. Особенно нас заинтересовали опыты по культуре тычинок в связи с блестящими результатами исследований проф. Нича, которому удалось получить гаплоидные растения из каллуса пыльцевых зерен табака. Эти исследования имеют огромное значение для генетики и селекции, так как открывают широкие перспективы для получения гомозиготных линий разных культур. Однако в лаборатории проф. Ж. Д. Гиньяра работы по культуре тычинок только начаты и положительных результатов пока не получено. Ведет эту работу проф. Ж. Ш. Местр — крупный цитоэмбриолог, который хорошо знает проф. Нича и который подробно рассказал нам о его работах. Беседа с Ж. Ш. Местром до некоторой степени компенсировала нам то, что мы не смогли встретиться с проф. Ничем и собственными глазами увидеть его исключительно интересные опыты.

В Париже мы посетили также лабораторию Х. Камефора на кафедре ботаники Высшей нормальной школы. Камефора мы не застали в лаборатории, но нас тепло встретили его сотрудники Л. Шенуа, Ж. Тома и др. Они нам рассказали о работах лаборатории и показали ее оборудование. Лаборатория эта прекрасно оснащена. Она имеет три первоклассных электронных микроскопа, два ультрамикротома, прибор для изготовления стеклянных ножей и снабжена необходимыми реактивами. Все это позволяет проводить электронномикроскопические исследования на высоком уровне. Электронномикроскопические снимки, изготовляемые в этой лаборатории, исключительно четкие и ясные. Сотрудники этой лаборатории изучают тонкое строение клеток, гамет, зигот и зародышей некоторых водорослей и голосемянных. Особое внимание при этом они уделяют поведению цитоплазмы мужских гамет при оплодотворении. По их данным, спермии голосемянных представляют собой клетки, цитоплазма которых отличается от цитоплазмы яйцеклетки и имеет большое число митохондрий, амилопластов и рибосом. При входе в зародышевый мешок плазмалемма клеток спермиев исчезает, периферическая часть цитоплазмы, свободная от органелл, сливается с цитоплазмой яйцеклетки, а остальная часть цитоплазмы спермиев, богатая органеллами, окружает мужское и женское ядра в момент их слияния и позднее в момент деления ядра зиготы. Таким образом, цитоплазма формирующегося проэмбрио является главным образом мужской цитоплазмой и имеет все органеллы мужской гаметы.

До сих пор поведению цитоплазмы при оплодотворении не уделялось должного внимания, поэтому эти работы представляют большой интерес. Камефор показал, что у *Larix decidua* после оплодотворения и первого деления зиготы вокруг ядер возникает неоцитоплазма, в которую только небольшая часть митохондрий бывает внесена пыльцевой трубкой, в то время как пластиды внесены исключительно пыльцевой трубкой и, следовательно, происходят от отцовского растения. По данным Х. Камефора пластиды яйцеклетки гипертрофируются и деформируются, они никогда не проникают в неоцитоплазму. Таким образом, на примере некоторых хвойных Камефор пытается разрешить вопрос о наследовании пластид; он считает, что пластиды цитоплазмы зародыша только отцовского происхождения.

Один из членов нашей группы, Ю. Ф. Богданов, побывал в электронномикроскопической лаборатории Института исследования рака, возглавляемой проф. В. Бернаром, в лаборатории генетики бактерий Пастеровского института и в лаборатории фитотрона Национального центра научных исследований.

Электронномикроскопическая лаборатория Института исследования рака является ведущей в мире лабораторией по разработке методов цитохимии ультраструктур клетки (электронномикроскопическая цитохимия). Бернаром и его сотрудниками в последние годы разработаны методы дифференциального выявления ДНК, РНК и, в частности, вновь синтезированных рибонуклеопротеидных частиц (перинуклеолярных гранул и нитей) в живых клетках и некоторые методы исследования развивающихся вирусов. С успехом исследуются ранние этапы синтеза и отделения от хромосом комплексов информационная РНК—белок (проявляющиеся морфологически в виде перинуклеолярных частиц), а также процессы, контролирующие транскрипционную активность отдельных хромосомных локусов (в том числе на материале политенных хромосом двукрылых). Лаборатория прекрасно оснащена и работает очень интенсивно.

Фитотрон Национального центра научных исследований — это современная станция искусственного климата для растений, с автоматически регулируемыми световым, водным и температурным режимами, что позволяет создавать до 60 различных комбинаций условий для развития растений. В прекрасно оборудованных лабораториях этого фитотрона ведутся разнообразные исследования по физиологии растений, в том числе и по физиологии цветения.

Участие в коллоквиуме, встречи и беседы со многими зарубежными учеными, главным образом французскими, посещение ботанических кафедр и лабораторий Парижа и Реймса дали нам очень много. Мы узнали, над чем и как работают наши зарубежные коллеги, и имели возможность сравнить уровень наших исследований с зарубежными. Это сравнение показало, что хотя уровень наших исследований цитоэмбриологических процессов покрытосемянных на основе светового микроскопа высок, но в исследовании этих процессов с применением электронной микроскопии мы значительно отстаем от зарубежных коллег. Тормозом для развития такого рода исследований является недостаточное число, а чаще отсутствие электронных микроскопов I класса в наших цитоэмбриологических лабораториях и недостаток необходимых реактивов.

Для дальнейшего развития отечественной цитоэмбриологии необходимо наряду со световой микроскопией более широко применять такие методы, как электронная, анаптральная и люминесцентная микроскопия. Кроме того, необходимо не ограничиваться лишь описанием морфологии изучаемых процессов, а стремиться к познанию их со стороны физиологии и биохимии. С этой целью необходимо более широкое применение методик цито- и гистохимии, авторадиографии, цитофотометрии, культуры тканей in vitro, исследований на живом материале, микрокиносъемки и т. д.

В. А. Поддубная-Арнольди и *Е. Л. Кордюм.*

Главный ботанический сад Академии наук СССР, Москва и Ботанический сад Академии наук Украинской ССР, Киев.

(Получено 9 XI 1971).

УДК 002.704.31 : 006.3 : 911. 5/.7 : 574.9

СИМПОЗИУМ «ТОПОЛОГИЯ ГЕОСИСТЕМ-71»
(Иркутск, 14—18 IX 1971)

V. D. ALEKSANDROVA. THE SYMPOSIUM «TOPOLOGY OF GEOSYSTEMS-1971», (IRKUTSK, 1971)

Симпозиум «Топология геосистем-71» был организован в Иркутске Институтом географии Сибири и Дальнего Востока Сибирского отделения Академии наук СССР. В числе официальных участников симпозиума было 18 советских ученых и 13 зарубежных (5 человек из ГДР, 3 — из Болгарии, 2 — из Чехословакии, 1 — из Венгрии, 1 — из Румынии, 1 — из ФРГ). К числу зарубежных участников можно добавить Г. Ван-Дайна (США) и М. Нумату (Япония), не прибывших на симпозиум, хотя их доклады были включены в его программу, а текст доклада Нуматы был опубликован и обсуждался.

Кроме докладов, был осуществлен показ на стендах результатов комплексных исследований, проводимых Институтом географии Сибири и Дальнего Востока.

Участники симпозиума получили возможность познакомиться с Лимнологическим институтом СО АН СССР и совершили поездку по озеру Байкал.

Были заслушаны и обсуждены следующие доклады: **В. Б. Сочава** (Иркутск) «Топологические аспекты учения о геосистемах»; **Э. Нэф** (ГДР) «К вопросу об экологической оценке геосистем»; **И. Шмитхюзен** (ФРГ) «Биогеографические аспекты и методы в топологии геосистем»; **Г. Рихтер** (ГДР) «Технически преобразованные геосистемы»; **М. Нумата** (Япония) «Экологическая оценка среды как проблема экотопологии»; **А. А. Крауклис и В. С. Михеев** (Иркутск) «Особенности географических градаций топологического порядка»; **А. Д. Арманд** (Москва) «Использование теории информации для моделирования природных систем»; **Г. Губрих** (ГДР) «Почвенно-гидрологические свойства геосистем»; **Г. Гаазе** (ГДР) «Топологическая и хорологическая структура природного района»; **К. Г. Раман** (Рига) «Полиструктурность геосистем топологического уровня»; **И Радков** (Болгария) «Тип леса и его особенности»; **Г. Барш** (ГДР) «Отношения между геосистемами и территориальными системами общественного воспроизводства»; **Л. Н. Ивановский** (Иркутск) «Топологическая геоморфология»; **В. А. Снытко** (Иркутск) «Геохимия геосистем топологического порядка»; **А. М. Грин, Ю. Л. Раунер и В. Д. Утехин** (Москва) «Эффективность функционирования основных экосистем европей-

ской лесостепи»; **М. Печи** (Венгрия) «Изучение топологии геосистем в Венгрии»; **М. Ружичка** (Чехословакия) «Проблемы биологии ландшафта»; **Н. Л. Беручашвили** (Тбилиси) «Сезонная динамика структуры и функционирования фаций и некоторые вопросы их классификации»; **С. С. Зилитинкевич** и **А. С. Монин** (Ленинград) «Микроклиматические аспекты взаимодействия атмосферы с подстилающей поверхностью»; **В. С. Самойленко** (Москва) «Микроклиматическое влияние водоемов в различных климатических зонах земного шара в зависимости от их глубины и размеров»; **И. Б. Кугелевичус** (Иркутск) «Некоторые аспекты математического описания топогеосистем»; **К. К. Войтинцев, Г. И. Галазий** и **Б. К. Москаленко** (Иркутск) «Экосистемы Байкала, их структура и функциональные особенности».

Кроме официальных участников симпозиума, в работе последнего приняло участие еще несколько десятков советских специалистов — сотрудников научно-исследовательских учреждений и высших учебных заведений Иркутска и других городов.

Все доклады, обсуждавшиеся на симпозиуме, можно разбить по их тематике на следующие группы.

Общая теория топологического аспекта в изучении геосистем была изложена в докладах В. Б. Сочавы, А. А. Крауклиса и В. С. Михеева, в значительной мере этих вопросов касались доклады Г. Гаазе, К. Г. Рамана, М. Нуматы.

Система пространственных единиц топологического порядка — доклады В. Б. Сочавы, Г. Гаазе, И. Шмитхюзена.

Геосистемы и человек — доклады Г. Барша, Г. Рихтера, Э. Нэфа, выступления в дискуссии В. Б. Сочавы, А. Г. Исаченко, И. Шмитхюзена.

Частные вопросы изучения ландшафтных единиц, или геосистем, — доклады Г. Губриха, Л. Н. Ивановского, В. А. Снытко, С. С. Зилитинкевича и А. С. Монина, В. С. Самойленко, И. Радкова.

Биогеографические и биоэкологические исследования — доклады И. Шмитхюзена, М. Ружички, Н. Л. Беручашвили, А. М. Грина, Ю. Л. Раунера и В. Д. Утехина, К. К. Войтинцева, Г. И. Галазия и Б. К. Москаленко.

Математическое и кибернетическое моделирование топогеосистем (фаций, биогеоценозов) — доклады И. Б. Кугелевичуса, А. Д. Арманда.

Вопросы общей теории топологии геосистем были в наиболее развернутом виде доложены **В. Б. Сочавой.** В этом докладе получили развитие идеи, выдвинутые им в 1970 г. на V съезде Всесоюзного географического общества в Ленинграде. На съезде, в докладе «География и экология» Сочава сформулировал представление о трех порядках, которые можно выделить при изучении ландшафтной сферы, или географической оболочки, Земли: планетарный, региональный и топологический. Планетарный порядок включает всю ландшафтную сферу в целом — это мощное образование, примерно равное по объему биосфере в смысле В. И. Вернадского. Региональный порядок включает такие подразделения ландшафтной сферы, как материки, страны, области и т. д., т. е. все территориальные единицы крупнее ландшафта; мощность (размеры по вертикали) этих единиц меньше, чем мощность всей ландшафтной сферы, они развиваются и существуют на фоне последней. И, наконец топологический[1] порядок включает подразделения размерами меньше ландшафта, т. е. урочища, фации, биогеоценозы и т. д. Их мощность еще меньше, не превышая, по мнению Сочавы (1970 : 6), нескольких десятков метров; она уменьшается с каждой ступенью уменьшения ранга единиц. Биогеоценоз рассматривается как выдел фации и имеет меньшую толщину по вертикали по сравнению с последней. Эти, наиболее дробные, подразделения ландшафта, в число которых включаются и экосистемы, и были предметом внимания симпозиума. Красной нитью проходила мысль, что изучение этих подразделений имеет свои специфические особенности и особые задачи по сравнению с уровнями (порядками) региональным и планетарным, с чем нельзя не согласиться.

Система пространственных единиц топологического порядка была изложена Сочавой в его докладе. Немецкие географы обрисовали подробно разработанную ими систему единиц; особенно информативным был в этом отношении доклад Г. Гаазе.

Сочава в своем докладе суммировал ранее публиковавшиеся им соображения о системе географических единиц. Центральным понятием является понятие гео-

---

[1] Термин «топология» давно применяется в науке в другом смысле, а именно для обозначения раздела высшей геометрии, изучающей свойства геометрических фигур инвариантные к их метрике. Поэтому, быть может, лучше было бы говорить не «топологический», а «топический» порядок. Выражения «топологический порядок», «топологические гиосистемы» и другие применяются сейчас уже не только в советской литературе, но и в работах зарубежных географов (Haase u. Schmidt, 1970 : 404; Haase, 1971, и др.); однако применяя эти термины, следует всегда иметь в виду, что они не имеют никакого отношения к геометрическим проблемам топологии, но лишь говорят о том, что мы имеем дело с дробными (местными, topus — место) подразделениями ландшафта.

системы (этот термин он стал употреблять с 1963 г. вместо ранее применявшегося им выражения «природный комплекс»). Геосистемы топологического порядка Сочава делит на две основные группы по признакам однородности и неоднородности. Однородные (гомогенные) геосистемы называются геомерами; к ним относятся биогеоценозы, фации, эпифации (см. Сочава, 1971 : 6). Элементарные геомеры по принципу смежности объединяются в неоднородные единицы — элементарные геохоры; последние в свою очередь объединяются в геохоры более высоких рангов. Надо заметить, что разделение на геомеры и геохоры по признаку однородности оказывается в значительной мере условным: эпифация, указываемая в числе геомеров, неоднородна по определению самого автора (см. Сочава, 1970 : 10, и др.); биогеоценозы часто имеют мозаичную (парцеллярную, Дылис, 1969, и др.), иногда резко выраженную структуру. Поскольку для различения мозаичности (неоднородности в пределах геомера-биогеоценоза) и комплексности (неоднородности в пределах геохора в смысле Сочавы) имеются объективные критерии, предложенные Е. М. Лавренко (1959 : 31), геомер в смысле Сочавы, видимо, может быть определен как геосистема, имеющая гомогенное или гомогенно-мозаичное сложение.

Г. Гаазе описал систему единиц, применяемых им в ГДР при ландшафтных исследованиях, в частности при составлении крупномасштабных ландшафтных и почвенных карт, изложив последовательно методические приемы выделения каждой из единиц, начиная с низших рангов. Первым шагом является выделение в поле множества пробных площадей; пространство, занятое пробной площадью, он называет вслед за Дженни (Jenny, 1958) тессе́ра (латинское tessera — буквально мозаичная плитка). Размер тессеры определяется той минимальной площадью, на которой можно с помощью имеющихся приемов исследования получить определенный результат об изучаемых свойствах объекта. Получив множество тессер, мы их классифицируем (как правило, их можно разнести по классам уже имеющейся классификации). Площадь, на которой располагаются тессеры, попавшие в один класс, оконтуривается как элементарная пространственная единица — экомер или геомер. Геомеру присуща гомогенность в той мере, в какой мы относили к одному классу лежащие в его пределах тессеры. Мы видим, что в весьма трудной в методологическом отношении проблеме выделения элементарной пространственной единицы вся тяжесть решения вопроса переносится на процедуру классификации тессер. Следующее понятие — топ (геотоп, педотоп и др.). Топ — это пространственная единица, обладающая гомогенностью: либо полной гомогенностью (тогда она совпадает с геомером), либо гомогенным фоном, в который вкраплены в большей или меньшей степени участки других геомеров (характеризуемые тессерами, относимыми к другим классам), и включаются переходные полосы на границах данного топа с соседними. В зависимости от степени наличия таких вкраплений различаются мономорфные топы, полуполиморфные, и полиморфные топы. При укрупнении контуров совершается переход к следующей, более крупной единице — носящей название хор (геохор, педохор, и т. п.). Хоры — единицы неоднородные (у них нет однородного фона); они слагаются как из кирпичей из разных топов. Ряды топов, характерные для данного хора, называются топосеквенциями. Пространственная картина объединения топов внутри хор описывается с помощью катен (экологических рядов). Разработана классификация топосеквенций и катен. Эта система единиц, служащая целям крупномасштабного картографирования, иллюстрировалась на симпозиуме большим фактическим материалом в виде экологических профилей и серий, планов и карт с постепенно уменьшающимся масштабом.

Эти работы географов ГДР и ФРГ чрезвычайно интересны и в значительной мере параллельны изысканиям наших геоботаников-картографов, в первую очередь Т. И. Исаченко и ее коллег: З. В. Карамышевой, Е. И. Рачковской, Н. П. Гуричевой; причем советские исследователи идут впереди германских в области разработки таксономии единиц (Карамышева и Рачковская, 1968; Исаченко, 1969, и др.).

Проблема «Геосистемы и человек» была затронута в ряде выступлений. Возникли разногласия по вопросу — должен ли человек включаться в понятие геосистемы как ее компонент. Рассматривать человека в качестве компонента геосистем предлагал **И. Шмитхюзен**; его особое мнение нашло отражение в его докладе и выступлениях во время дискуссии. Ему возражали **В. Б. Сочава, А. Г. Исаченко** и немецкие географы из ГДР. Так, Г. Барш сформулировал свою точку зрения следующим образом: «В противовес внутренним отошениям геосистемы, которые подчиняются законам природы, внешние отношения геосистем к территориальным системам общественного воспроизводства подчиняются социально-экономическим законам» (Барш, 1971 : 88). Согласно **Баршу** «В обоих случаях законы эти выявляются только посредством анализа массовых явлений, т. е. статистическими методами». Автор собрал по поручению Государственной плановой комиссии ГДР соответствующий статистический материал в районе Берлина, в округах Потсдама и Франкфурта-на-Одере. Результаты его обработки, вскрывающие формы и количественные закономерности отношения между топогеосистемами и территориальными системами общественного воспроизводства, которые при современном развитии производительных сил становятся все теснее, многостороннее и сложнее, были доложены на симпозиуме.

В кратком обзоре нет возможности охарактеризовать все доклады, в которых обсуждались различные частные вопросы изучения геосистем топологического

уровня. Заинтересованный читатель сможет познакомиться с их содержанием по опубликованным Институтом географии Сибири и Дальнего Востока «Материалам к симпозиуму» (Топология геосистем-71, 1971). То же касается и докладов, в которых излагались биогеографические и биоэкологические исследования. Однако на одном из докладов, затрагивающих последние из упомянутых проблем, следует остановиться более подробно. Речь идет о докладе **Н. Л. Беручашвили**, посвященном результатам работ Марткопского стационара Тбилисского университета по изучению сезонной структуры и функционирования фаций. Было осуществлено круглогодичное изучение некоторых существенных компонентов фаций на 11 экспериментальных участках хребта Ялно (Центральное Закавказье): предгорно-степных, нижнегорно-лесных с преобладанием дуба, среднегорно-лесных с преобладанием бука, верхнегорных субальпийских. В результате была изучена сезонная ритмика биогеоценозов, в частности прослежено сезонное изменение их структуры. Так, на Накохарском экспериментальном участке (выс. 1650 м над ур. м.) летом в надземной части наблюдается шесть биогеогоризонтов, причем в кроновой части выделяется два фотосинтетически активных и два фотосинтетически пассивных горизонта. В начале октября эти четыре кроновых биогоризонта начинают трансформироваться в один более или менее монотонный горизонт, отличающийся от мало изменяющегося по сезонам горизонта стволовой аккумуляции бо́льшим участием веток. В конце ноября в приповерхностной части формируется горизонт снежных масс с абиогенными процессами кристаллизации снежной толщи; в первой декаде апреля он сменяется биогеогоризонтами с эфемерной растительностью; во второй декаде мая кроновый биогеогоризонт начинает трансформироваться сперва в два, а с начала июля в четыре биогеогоризонта, и т. д. Прослеживаются сезонные изменения и парцеллярной структуры. Особенно интересно изучение суточной динамики биогеоценозов путем проведения весьма трудоемких синхронных наблюдений за всеми важнейшими компонентами одного и того же биогеоценоза. Введен новый термин — стекс, которым обозначается «мгновенное» состояние биогеоценоза, претерпевающего непрерывные изменения вместе с изменениями температуры, влажности воздуха и почвы, интенсивности фотосинтеза и т. д.

Задачи и методы математического моделирования топогеосистем были освещены в докладе **И. Б. Кугелевичуса.** Докладчик подчеркнул, что важной задачей при моделировании геосистем является накопление статистической информации в виде совокупности сведений об условиях функционирования геосистем, а также параметрах, характеризующих их внутренние связи. Важна также информация о численных значениях зависимых переменных и о значении факторов, влияние которых на эти переменные предполагается. При этом замеры и регистрация числовых значений этих величин проводятся как во временно́м, так и в пространственном аспектах.

Опыт построения кибернетической модели геосистемы был доложен **А. Д. Армандом.** В отличие от моделей, показывающих передвижение вещества и энергии между компонентами биогеоценоза, к которым относятся, например, хорошо известные модели Одума, кибернетические модели отражают не энергетические связи, а связи, осуществляемые путем влияния одних компонентов системы на другие, степень зависимости одних от других (в качестве примера кибернетической связи можно указать связь многолетней динамики травостоя клевера с деятельностью опыляющих насекомых: масса вещества и количество энергии, которые переносят насекомые при опылении ничтожно малы, но влияние насекомых имеет решающее значение для самого существования дальнейших поколений данной популяции клевера).

Степень влияния и мощность связи могут быть выражены количественно в единицах количества информации — битах, что и было выполнено Армандом. С этой целью был изучен участок южнотаежного ландшафта. Путем измерения 160 переменных были охарактеризованы изменения в пространстве рельефа, рыхлых отложений, грунтовых вод, почв, флоры, растительности и некоторых особенностей микроклимата. Всего было произведено 1300 измерений. По своему функциональному значению в системе все элементы были разделены на независимые (рельеф), частично зависимые (элементы четвертичной геологии, первичные элементы почв), зависимые (вторичные почвенные элементы — генетические горизонты, вторичные физические элементы — количество снега, микроклимат, элементы растительности). В результате были построены модели двух типов, отражающие структуру связей биогеоценоза. В первой модели приняты во внимание лишь самые сильные связи системы, по одной на каждый элемент, во второй — до шести связей на каждый элемент. Модель первого типа отчетливо выявила наиболее тесно взаимосвязанные между собой группы элементов (подсистемы) и иерархическое строение всей структуры в целом. Подсистемы во многих случаях оказались комплексными, т. е. включали элементы, относящиеся к разным компонентам ландшафта и разным ярусам леса. Модель второго типа представила собой довольно густую сеть связей между элементами. С ее помощью удалось выявить наиболее мощные каналы связей между элементами системы, которые можно описать как наиболее мощные потоки информации, проходящие через систему и «информационные узлы». Выявились «узлы» двух типов: 1) элементы-операторы, управляющие состоянием других элементов системы; к их числу в первую очередь относится рельеф; эти элементы характеризуются наибольшей степенью влияния,

которое может быть выражено в виде большой суммы информации, передаваемой зависимым от них переменным; 2) элементы-индикаторы, наиболее полно отражающие состояния остальных переменных; в этой группе оказались травяной покров и отдельные виды растений. Одним из самых интересных выводов явилось то, что биогеоценоз расчленяется на подсистемы не по ярусам, а в виде комплексных блоков, объединяющих в ряде случаев элементы разных ярусов и разных компонентов фации.

Симпозиумом были приняты резолюции, изданные отдельной брошюрой (Топология геосистем-71. Резолюции симпозиума).

Упоминая о резолюциях симпозиума, нельзя не отметить досадного противоречия между предисловием и текстом 1-й резолюции. В пункте 1-м этой резолюции (стр. 5) учение о геосистемах определяется как синоним ландшафтоведения (геосинэргетики), в предисловии же (стр. 3) сказано: «Учение о геосистемах идет на смену ландшафтоведению». Правильной следует признать формулировку, принятую в резолюции.

Симпозиум «Топология геосистем-71» заслуженно вызвал большой интерес научной общественности. Следует отметить актуальность затронутых проблем, разнообразие аспектов исследований, высокий уровень докладов, оригинальность и новизну обсуждавшихся методов и новых для науки фактов. Работа симпозиума послужила ценным вкладом в развитие как ландшафтоведения, так и биогеоценологии.

ЛИТЕРАТУРА

Барш Г. (1971). Отношения между геосистемами и территориальными системами общественного воспроизводства. В кн.: Топология геосистем-71. Материалы к симпозиуму. Иркутск. — Дылис Н. В. (1969). Структура лесного биогеоценоза. Комаровские чтения, 21. — Исаченко Т. И. (1969). Сложение растительного покрова и картографирование. В сб.: Геоботаническое картографирование, 1969. — Карамышева З. В. и Е. И. Рачковская. (1968). Опыт составления мелкомасштабной карты для степной территории Казахстана. В сб.: Геоботаническое картографирование, 1968. — Лавренко Е. М. (1959). Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. В кн.: Полевая геоботаника, 1. — Сочава В. Б. (1970). География и экология. Матер. V съезда Географ. общ. СССР. — Сочава В. Б. (1971). Топологические аспекты учения о геосистемах. В кн.: Топология геосистем-71. Материалы к симпозиуму. Иркутск. — Топология геосистем-71. Материалы к симпозиуму. (1971). Иркутск. — Топология геосистем-71. Резолюции симпозиума. (1971). Иркутск. — Haase G. (1971). Die topologische und chorologische Struktur des Naturraumes. В кн.: Топология геосистем-71. Материалы к симпозиуму. Иркутск. — Haase G. u. R. Schmidt. (1970). Die Struktur der Bodendecke und ihre Kennzeichnung. Albrechtthaerarchiv, 14, 5. — Jenny H. (1958). Role of the plant factor in the pedogenic function. J. Ecol., 39. — Schmithüsen H. (1971). Biogeographische Aspekte und Methoden in der Geosystem-Topologie. Топология геосистем-71. Материалы к симпозиуму. Иркутск.

В. Д. Александрова.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова Академии наук СССР, Ленинград.

(Получено 13 I 1972).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК (063)(47+57)58(208)(075)581.9

В КОМИССИИ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА ПО ПРОСМОТРУ УЧЕБНИКОВ
(обсуждение книги Б. А. Быкова «Введение в фитоценологию»)[1]

V. A. CHIZHIKOVA. IN THE BOTANICAL SOCIETY COMMITTEE FOR RECENSION OF MANUALS. (DISCUSSION OF THE BOOK «INTRODUCTION INTO PHYTOCOENOLOGY» BY B. A. BYKOV)

23 марта 1971 г. в Комиссии ВБО обсуждалась книга Б. А. Быкова «Введение в фитоценологию». В заседании приняли участие геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинградского и Тартуского университетов.

Основное сообщение по книге сделал председатель комиссии Х. Х. Трасс. Кроме того, были зачитаны сданные в «Ботанический журнал» две рецензии (Н. И. Рубцова, В. Н. Голубева; А. А. Ниценко) и заслушан ряд выступлений.

Х. Х. Трасс в своем сообщении подчеркнул, что в последнее время вышел в свет ряд учебников и учебных пособий по ботанике как на русском, так и на других языках. Книга Б. А. Быкова, которая не является учебником или учебным пособием, обсуждается первой потому, что она уже используется в некоторых вузах как пособие и потому, что в высших школах ощущается потребность именно в водных курсах («Введение...»).

Трасс считает, что внутренний стимул работы ученого — самовыражение, автономизация мышления, синтез и сравнение своих убеждений и фактов, их компилирование (в хорошем смысле) с тем, что сделано раньше. Это стремление обыкновенно ведет к составлению более крупных обобщающих работ, монографий, руководств. У Быкова имеется уже ряд общеизвестных больших работ — его «Геоботаника» (особенно хорошо составлено второе издание, 1957), «Доминанты растительного покрова Советского Союза» (три тома) и др. Такие этапные работы — нормальный ход работы ученого. Однако очень важно, как ученый отражает общие взгляды научной школы, в которую он входит, и как его работа влияет на развитие и пропаганду взглядов этой школы.

Ученый имеет право на самостоятельность теоретического мышления, но он обязан быть точным в изложении взглядов и теорий других исследователей или научных школ. Вот с этой точки зрения книга Быкова вызывает некоторые возражения и вопросы. Автор ее местами поступает вольно и не совсем ответственно. Так, например, неправильно определяется биосфера как «непрерывная сеть организмов, их живое вещество...» (стр. 3). Как известно, В. И. Вернадский определял биосферу намного шире, включая в нее и значительные части тропо-, лито- и гидросферы общей толщиной 30—40 км. То, что называется биосферой Быковым, в действительности лишь одна часть биосферы по Вернадскому (пленка жизни, биострома). Много вопросов возникает при чтении разделов о фитоценозе. В конце концов можно понять, что Быков отождествляет фитоценозы и биоценозы (стр. 12) и даже фитоценозы и биогеоценозы. Но по общему признанию фитоценологов и экологов они являются тремя различными категориями природы, о чем в работе не упоминается. К тому же Быков совершенно ошибочно утверждает, что «в 1865 г. впервые обратил внимание на растительный покров как на своеобразное „общественное“ явление С. П. Корельщиков» (стр. 9) и совсем не упоминает о работах Гумбольдта, Гризебаха, Лоренца, Поста, Сендтнера и др., которые заложили основы геоботаники уже в первой половине XIX в.

[1] Б. А. Быков. Введение в фитоценологию. Изд. «Наука» Казахской ССР, Алма-Ата, 1970, 234 стр. с илл. Тираж 1500. Цена 1 р. 75 к.

Больше всего при чтении книги Быкова мешает и смущает изобилие новых терминов. Это какая-то «терминофилия», отчасти проявившаяся уже в более ранних работах этого автора, но сравнительно сдержанно. Здесь же невольно напрашивается мысль о том, что введенные Быковым десятки новых терминов являются самоцелью, так как многие из них просто ненужные («мортмасса!») или весьма искусственные («ация!»). Придумать какой-либо новый термин — простое дело, особенно, если приставить к уже существующему термину какой-либо префикс (нано, микро и т. д.). Но тогда надо вскрыть и сущность нового термина, иначе он ничего не даст науке. К сожалению, Быков часто именно так и поступает: дает понятие, термин и лишь поверхностное его описание. Кроме того, бросается в глаза неравномерность глубины и стиля изложения различных частей книги. Наряду с частями, которые написаны строго научным языком с применением сложной терминологии, встречаются разделы, в которых автор вдруг объясняет простые вещи да еще плоскими популяризаторскими выражениями (стр. 13). Удивляет и то, что автор счел нужным в книге, которая не является последовательно методической, приводить некоторые весьма элементарные методы и схемы (стр. 117 — генетические горизонты почвы).

Все это не означает, что книга Быкова не интересна. Некоторые ее части составлены очень удачно, с использованием многих новых данных, с рассмотрением явлений с новых позиций (раздел об экобиоморфах, ценорегуляции, ценогении и др.). Интересен и общий план книги, ее композиция. Последняя отличается своей последовательностью, логичностью расположения крупных разделов книги. Однако опыт Тартуского университета показывает, что книгу Быкова нельзя рекомендовать в качестве учебного пособия по фитоценологии студентам младших курсов. Студентам-геоботаникам, которые прослушали общий и специальный курсы геоботаники, можно советовать прочитать некоторые разделы книги с обязательным разъяснением тех отличий во взглядах и терминологии, которые свойственны Быкову как исследователю самобытному и стоящему несколько отдельно в нашей науке.

По мнению В. Д. Александровой, книга в целом интересна, но содержит ряд недостатков. Из них главный — определение объекта фитоценологии. Включая в понятие фитоценоза не только растения, но и животных, а также компоненты неживой среды, Быков фитоценозом называет биогеоценоз. Неясность в употреблении понятий увеличивается вследствие того, что, по мнению автора книги, вместо термина «биогеоценоз» надо применять термин «биоценоз» (стр. 12). В книге употребляются такие неправомерные выражения, как «зоомасса фитоценоза» (стр. 33) и т. п. В работе много таких мест, которые воспринимаются как недоразумение. Например, во введении (стр. 3) биосфера определяется как живое вещество нашей планеты. Хотя на этой же странице упоминается фамилия Вернадского, но термин «биосфера» употребляется без всяких оговорок и не в том смысле, как его применял Вернадский (как известно, Вернадский биосферой называл не только живое вещество, но всю ту геосферу, мощностью около 40 км, которая изменена жизнью за время длительных геологических эпох). Имеются неточности при обсуждении понятий синузии, климакса, классификации агроценозов и т. д. В частности, Быков игнорирует зарубежные классификации агроценозов, не высказывая своего мнения о них, вместе с тем по этому вопросу (особенно в европейских странах) имеется огромная литература. Неоправдано обилие новых терминов, предлагаемых Быковым. Александрова считает, что книгу нельзя использовать в качестве учебного пособия, она может представить интерес лишь для специалистов, способных отнестись к ней критически. Лучшей, самой ценной книгой Быкова остается второе издание «Геоботаники» (1957).

Ю. Н. Нешатаев остановился на обилиии геоботанических терминов, сильно затрудняющих пользование книгой, на замене некоторых терминов, введенных ранее самим же автором (например, ступени), новыми, хотя из содержания книги не видно необходимости в такой замене. Он подчеркнул неясность в изложении Быковым понятия фитоценоза, смешение его с биоценозом. Нешатаев считает, что интересно написан важный и трудный раздел о фитоценотической среде, ее первичности или вторичности. Несколько по-новому осветив этот вопрос, он включает среду в состав биоценоза вместе с животными; среду понимает так широко, что практически отличить фитоценоз от биогеоценоза становится невозможно. Вопрос о синузиях разобран слабо, получается, что синузия и экобиоморфы одно и то же. Математические методы использованы не всегда критически. Так, при определении численности учитывается только встречаемость, а нужно принимать во внимание и размер особи. Перфокарты для характеристики фитоценоза насыщены слишком многими признаками, и поэтому анализировать важный для геоботаники список видов уже нельзя; жаль, что не указывается использование перфокарт другими авторами, история их появления. В целом книга Быкова явление особое в геоботанике, так же как и ее автор. Но эта самобытность приводит и к нежелательным последствиям.

В. И. Василевич считает, что в книге с такой обширной тематикой, как «Введение в геоботанику», допустимы промахи и элементы субъективизма в освещении отдельных вопросов. Но когда ошибок набирается много, впечатление о книге создается неблагоприятное. В книге приводится большое число математических формул, но они часто отражают весьма тривиальные отношения, например численность ценопопуляции равна биомассе ценопопуляции, деленной на среднюю

биомассу особи (стр. 47). Нередко не указываются ограничения, при которых формула применима; так численность по встречаемости можно определить лишь при условии, что вид распределен по Пуассону. Быков приравнивает фитоценологию к биогеоценологии, но в таком случае следовало бы пересмотреть всю систему понятий и найти в ней место фитоценоза, а не подменять одни понятия другими. Введено понятие «проценоз», а дальше о нем не говорится. Произошло это потому, что у проценоза и фитоценоза большинство свойств одинаково. Многие понятия совсем лишние, за ними нет никакого глубокого содержания (например, разделение растений по размерам). Увлечение автора терминологией только усложняет восприятие книги и ничего нового не дает. Термины кибернетики используются формально, без анализа того, в каких системах и как происходит регуляция. В целом Василевич отрицательно оценивает книгу Быкова, считая, что это шаг назад по сравнению со вторым изданием «Геоботаники», которую он оценивает очень высоко.

В. С. Ипатов отметил новизну книги по построению, много отдельных оригинальных и полезных моментов в ней. Но в книге имеется путаница в понятиях. При характеристике количественных методов слабо показано, что фитоценолог имеет дело с сильно варьирующими объектами, с закономерностями, носящими статистический характер. Пытаясь объяснить ошибки, имеющиеся в книге, Ипатов предполагает, что Быков оказался в плену путаницы в понятиях фитоценологии и биоценологии. Широкое понимание фитоценоза (с включением в него представителей фауны), видимо, вызвано непродуманным развитием идей Л. Г. Раменского о консорциях. Книгу Быкова вряд ли можно рекомендовать как учебник для студентов 3-го курса, но для 5-го курса она может быть полезной, так как заставляет задумываться, мыслить критически.

Т. Э. А. Фрей считает, что книга «Введение в фитоценологию» поможет студентам развивать критическое мышление. В ней изложен оригинальный материал, которого нет в учебниках. Однако в книге есть и недостатки. Так, в разделе классификации растительности учтены только старые дореволюционные методы; при изучении структуры совсем не учитывается индекс листовой поверхности; исключены сложные математические формулы, оставлены простые, примитивные. Процент спорного материала в книге слишком высок. Поэтому нельзя рекомендовать книгу как учебник. В большом количестве недостатков нельзя обвинять только автора. Он стремился ввести в книгу новое, имеющееся на современном уровне развития науки. Это новое нигде у нас не отражено. «Полевая геоботаника» уже во многом отстала от современного уровня. Фрей считает, что научный уровень статьи Б. А. Быкова, напечатанной в журнале «Экология» — № 3, 1970, выше, чем книги «Введение в фитоценологию». Поэтому советует в качестве учебного материала использовать эту статью, а не книгу, которую в целом не считает достижением.

Е. М. Лавренко признает, что книга не является достижением. Она не ликвидирует, а усложняет понятийный и терминологический хаос в геоботанике. Она слабее, чем второе издание «Геоботаники». Лавренко отмечает также неправильное (узкое) понимание биосферы по Вернадскому.

Секретарь комиссии *В. А. Чижикова.*

Всесоюзное
Ботническое общество,
Ленинград.

(Получено 22 IX 1971).

Vol. LVII *№ 6*

June 1972

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

Адрес Редакции Ботанического журнала: 199164. Ленинград, Менделеевская лин., д. 1
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Н. В. Лихарева* и *Т. Г. Эдельман*

Сдано в набор 11/III 1972 г. Подписано к печати 26/V 1972 г. Формат бумаги 70×108 1/16
Печ. л. 9 1/2 + 3 вкл (3/8 печ. л.) = 13.82 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.85 Тип. зак. 944.
М-14486. Тираж 2657.

1-я тип. издательства «Наука». 199034. Ленинград, 9 линия, д. 12



Таблица 1

Плазмодесмы в радиальных стенках клеток эндодермы в зоне корневых волосков корня томата. Фиксация глутаральдегид—OsO_4.

1 — в норме (увел. 40 000); *2* — при плазмолизе (увел. 80 000); *л* — ломасомоподобная структура; *м* — митохондрия; *п* — плазмалемма; *пд* — плазмодесма; *пк* — пятно Каспари; *рс* — радиальная стенка соседних клеток; *т* — тонопласт; *эр* — эндоплазматический ретикулум.

К стр. 608

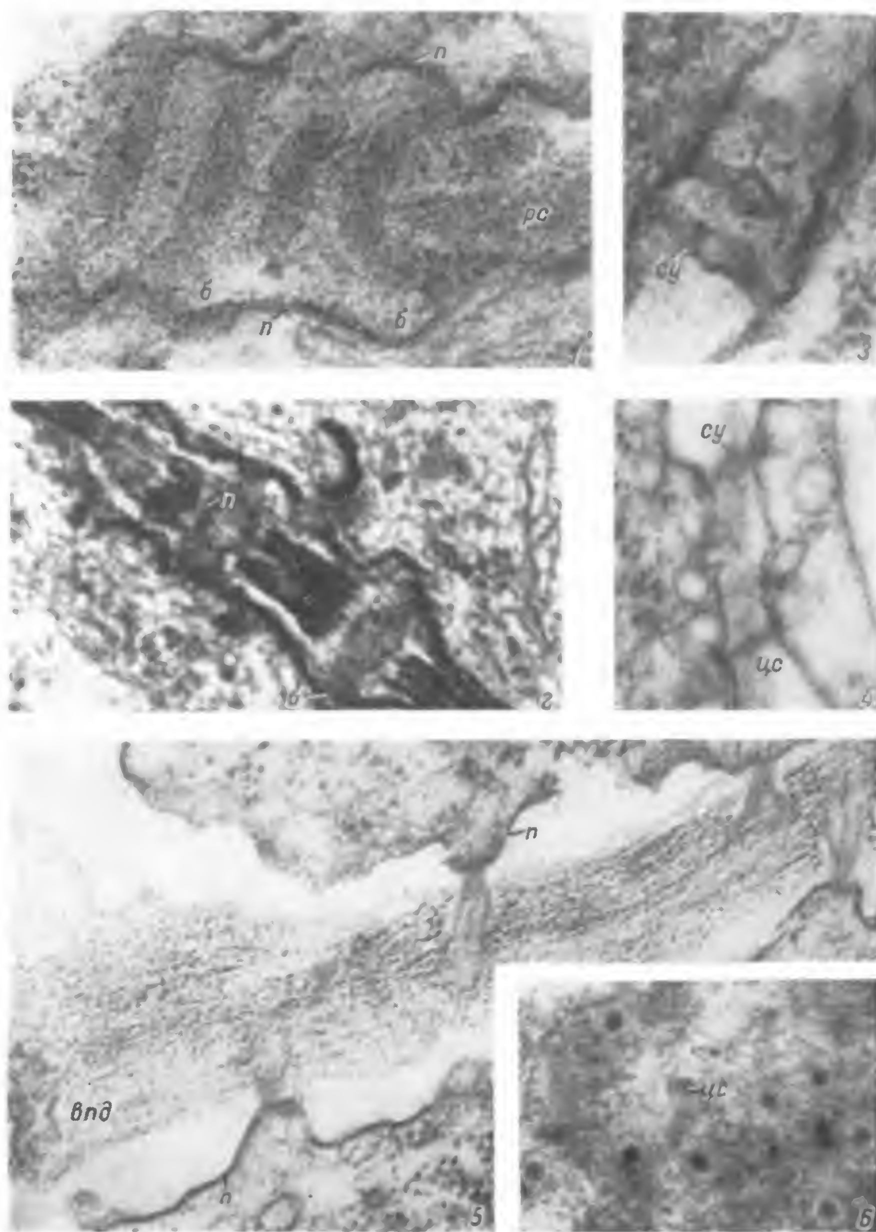


Таблица II

Некоторые детали структуры плазмодесм. Фиксация глутаральдегид—OsO_4.

1—5 — продольные срезы плазмодесм; *6* — поперечный срез (увел.: *1* — 40 000; *2, 5, 6* — 60 000; *3* — 80 000; *4* — 40 000); *б* — бугорок клеточной стенки; *впд* — ветвящаяся плазмодесма; *п* — плазмалемма; *рс* — радиальная стенка соседних клеток; *су* — срединный узелок плазмодесмы; *цс* — центральный стержень плазмодесмы.

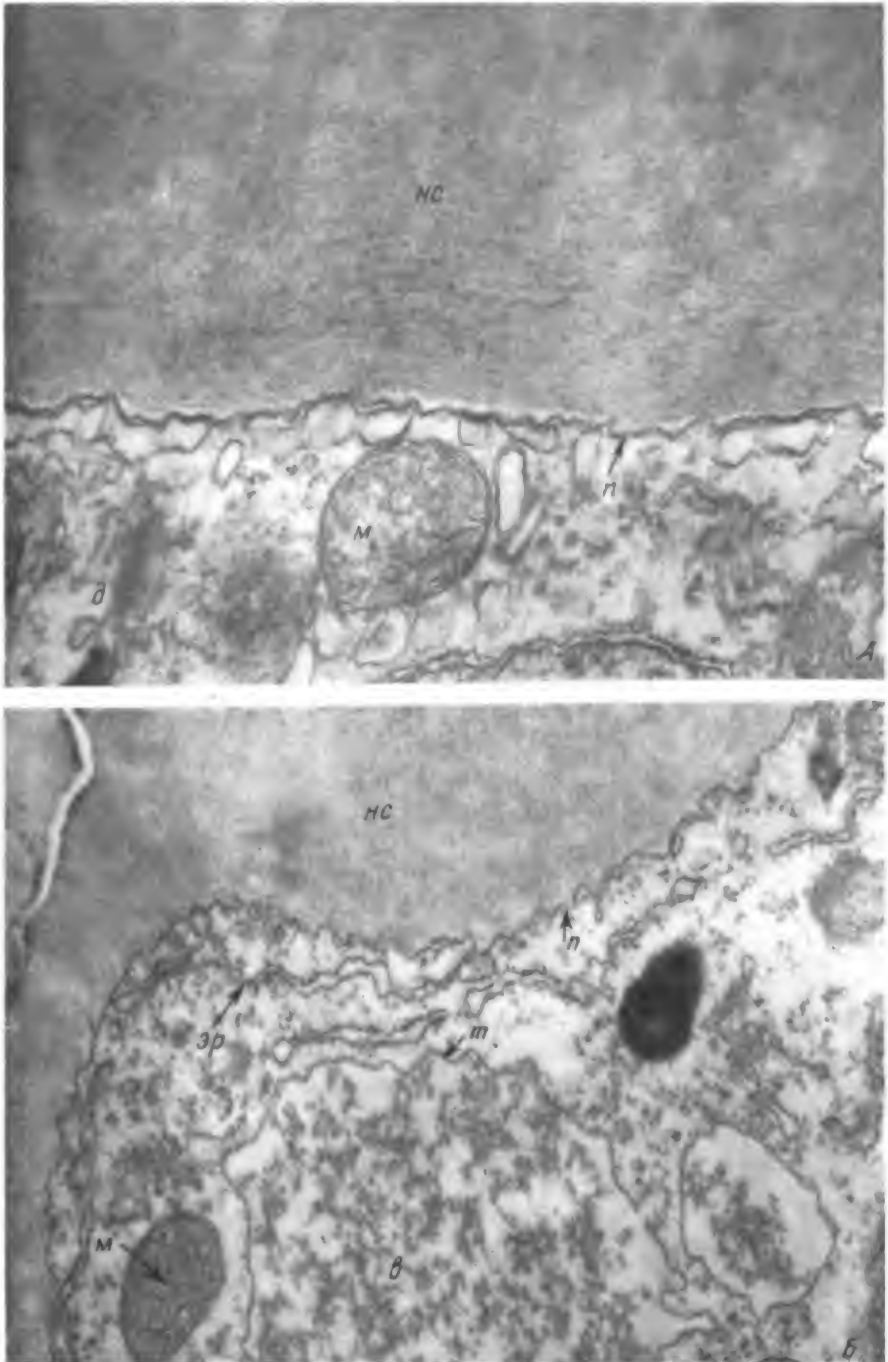


Таблица I

Фрагменты замыкающих клеток устьиц листа *Kalanchoe diagremontiana* (*А*, увел. 52 000) и *Allium cepa* L. (*Б*, увел. 24 000).

Условные обозначения ко всем таблицам: *в* — вакуоль, *внс* — внутренняя стенка, *д* — диктиосома, *к* — кутикула, *м* — митохондрия, *нс* — наружная стенка, *п* — плазмалемма, *пл* — плазмодесмы, *т* — тонопласт, *эп* — электронноплотная полоса, *эр* — эндоплазматический ретикулум.

К стр. 694

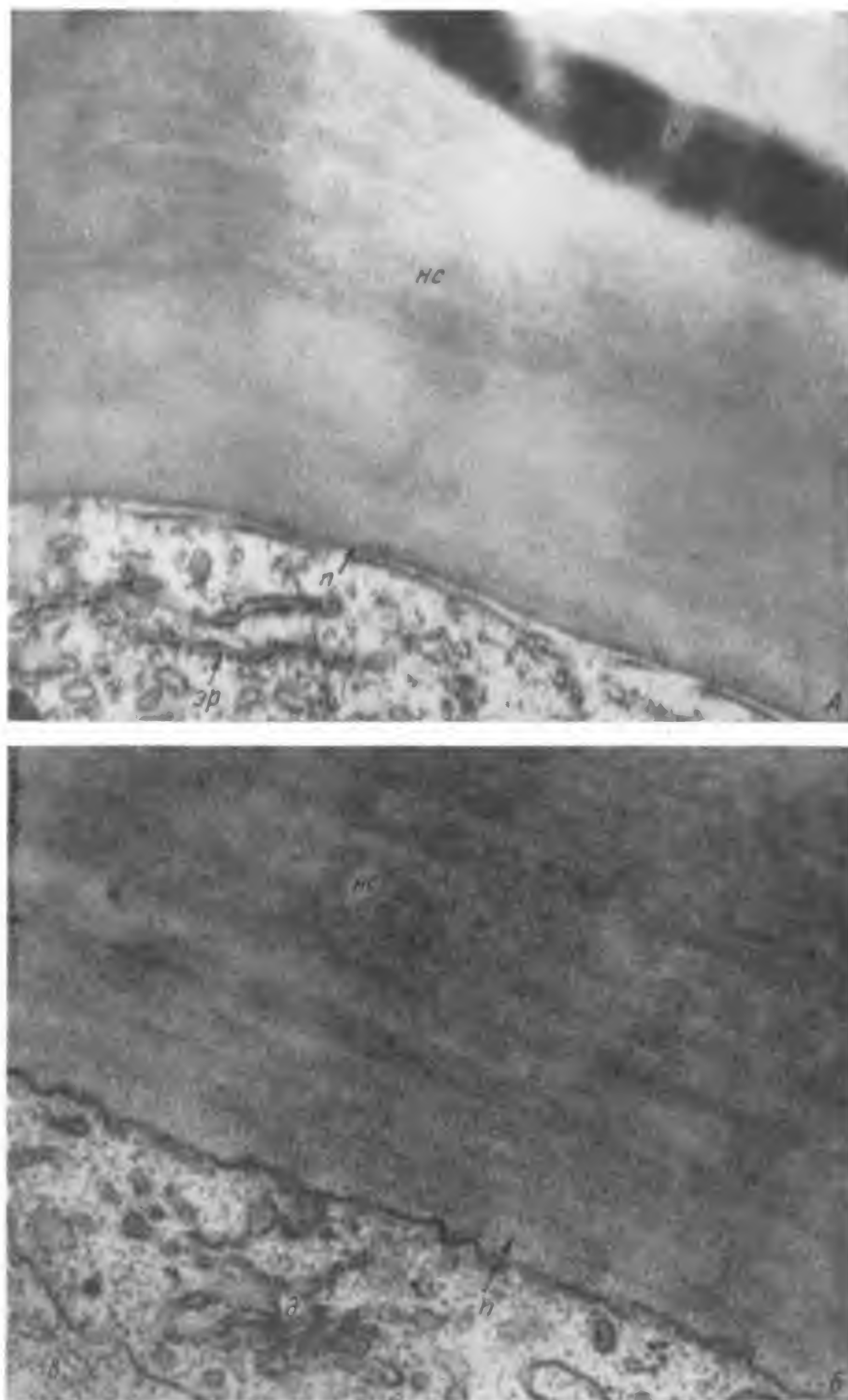


Таблица II

Фрагменты эпидермальных клеток листа *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel. (*А*, увел. 60 000) и *Anthriscus silvestris* (L.) Hoffm. (*Б*, увел. 62 000).

К стр. 694

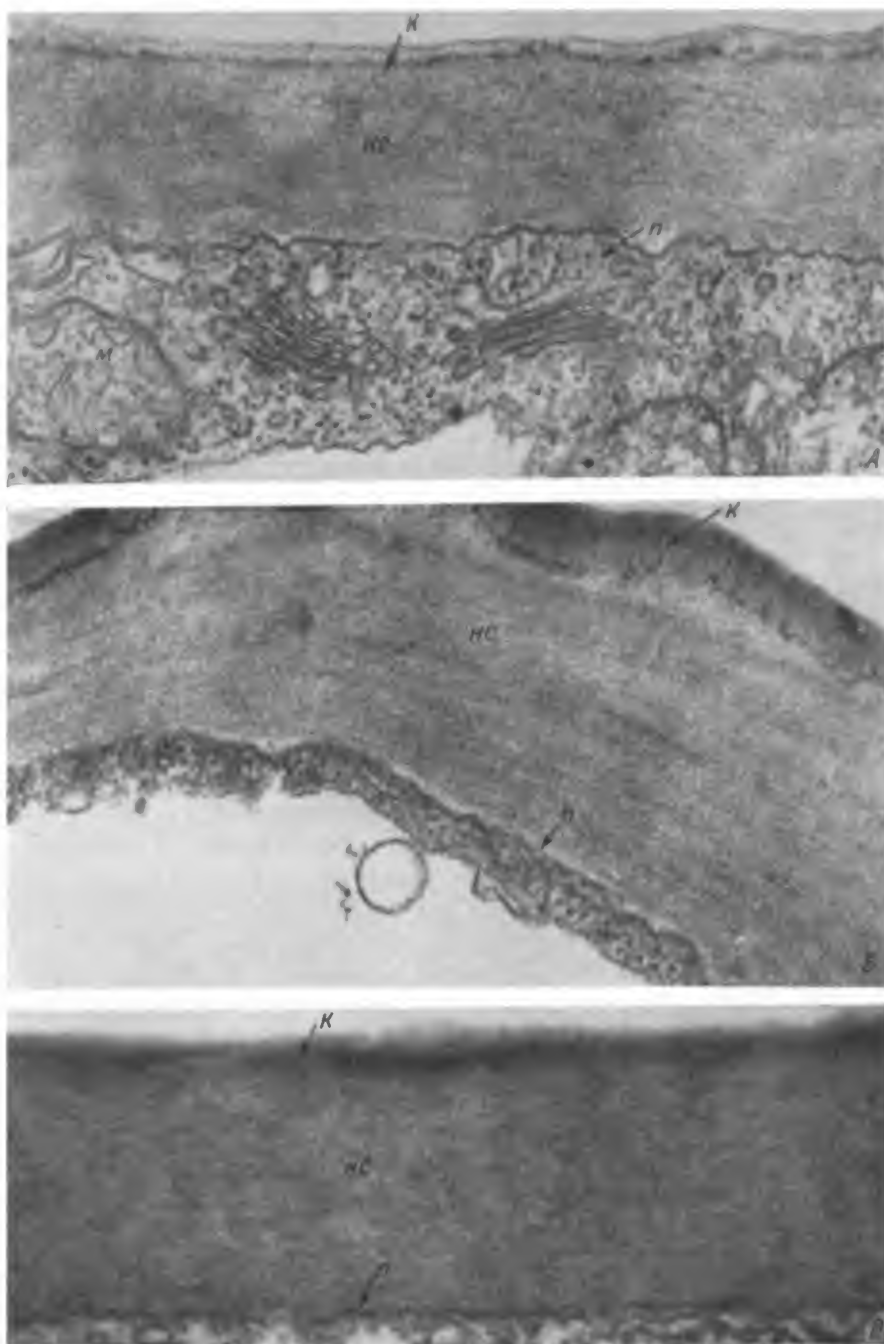


Таблица III

Фрагменты замыкающих клеток устьиц листа *Cucumis sativus* L. (*А*, увел. 55 000), *Verbascum thapsus* L. (*Б*, увел. 52 000) и трихома *Verbascum thapsus* L. (*В*, увел. 63 000).

К стр. 694

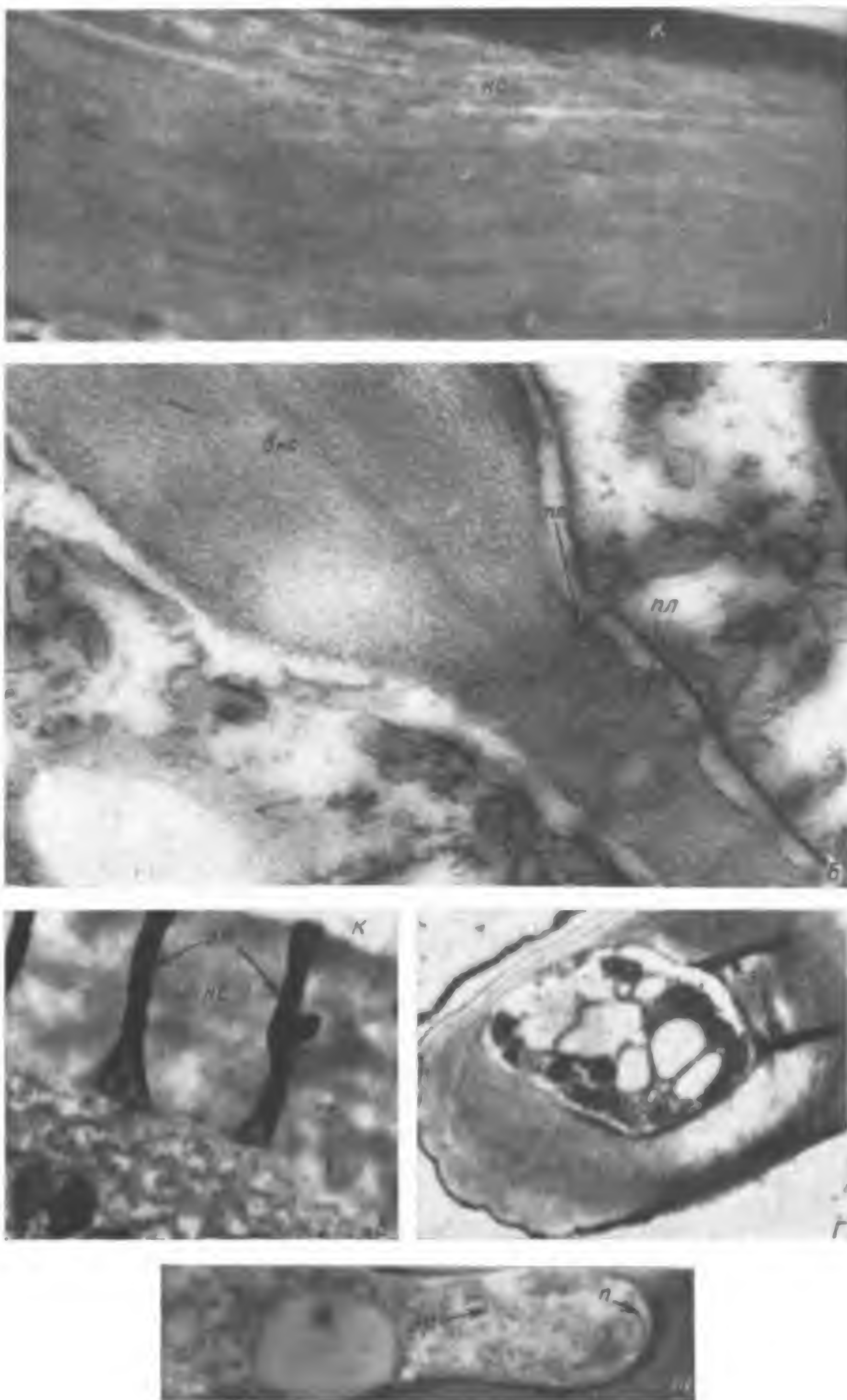


Таблица IV

Наружная оболочка эпидермальной клетки *Digitalis ambigua* Murr. (*А*, увел. 28 000). Фрагменты эпидермальных клеток листа *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel. (*Б*, увел. 73 000) и *Populus suaveolens* Fisch. (*В*, увел. 18 000). Замыкающая клетка *Triticum durum* L. (*Г*, увел. 6000). Протоплазматический тяж в наружной стенке эпидермальной клетки цветковой чешуи *Triticum durum* L. (*Д*, увел. 12 000).

ОБЪЯВЛЕНИЕ

Сибирским институтом физиологии и биохимии растений СО АН СССР (СИФиБР) издается тематический сборник по материалам Всесоюзного симпозиума «Механизм поглощения веществ растительной клеткой», в котором принимали участие ученые ряда научных центров Советского Союза и Германской демократической республики.

В книге рассматриваются различные аспекты проблемы: первичные неметаболические процессы поглощения веществ, активный метаболический транспорт, молекулярная организация и функции пограничных мембран, тканевые барьеры, двойной механизм поглощения, электрохимические процессы и их связь с распределением и поглощением ионов.

Сборник представляет интерес для научных сотрудников, аспирантов, а также преподавателей и студентов вузов, интересующихся вопросами физиологии клетки, проницаемости и минерального питания растений.

Объем сборника около 9 печ. л.

Просьба заявки на выпускаемый сборник присылать по адресу: г. Иркутск-33, а/я 1243. Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО АН СССР.